N° d'ordre : 5

THÈSES

présentées à la

FACULTE DES SCIENCES DE BESANÇON

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ès-SCIENCES NATURELLES

par

Lucien BAILLAUD
Chef de Travaux à la Faculté des Sciences de Besançon

Première Thèse

RECHERCHES SUR LES MOUVEMENTS SPONTANES DES PLANTES GRIMPANTES

Deuxième Thèse

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 6 novembre 1957 devant la Commission d'examen

MM.	P. CHOUARD,	Président d'Honneur
	A. TRONCHET,	Président
	A. JULLIEN,	Examinateurs
	M. DREYFUSS,	
	A. QUANTIN,	

RODEZ

IMPRIMERIE P. CARRÈRE

N° d'ordre : 5

THÈSES

présentées à la

FACULTE DES SCIENCES DE BESANÇON

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ès-SCIENCES NATURELLES

par

Lucien BAILLAUD

Chef de Travaux à la Faculté des Sciences de Besançon

Première Thèse

RECHERCHES SUR LES MOUVEMENTS SPONTANES DES PLANTES GRIMPANTES

Deuxième Thèse

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 6 novembre 1957 devant la Commission d'examen

MM. P. CHOUARD, Président d'Honneur
A. TRONCHET, Président
A. JULLIEN, M. DREYFUSS, A. QUANTIN, Examinateurs

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

RODEZ

IMPRIMERIE P. CARRÈRE

UNIVERSITE DE BESANÇON

FACULTÉ DES SCIENCES

DOYEN HONORAIRE : M. GLANGEAUD.

PROFESSEURS HONORAIRES : MM. BAILLAUD, JOANNIS, TOURNEUX, TRILLAT, VINCENSINI.

MAITRE DE CONFÉRENCES HONORAIRE : M. GRANIER.

DOYEN : M. CHATELET, *Calcul différentiel et intégral.*

ASSESSEUR : M. MESNAGE, *Chronométrie.*

PROFESSEURS :

MM. JULLIEN, *Zoologie.*
DUFFIEUX, *Physique.*
JACQUEMAIN, *Chimie appliquée.*
TRONCHET, *Botanique.*
DREYFUSS, *Géologie et Minéralogie.*
PERROT, *Chimie générale.*
THIRY, *Mécanique rationnelle.*

PROFESSEURS SANS CHAIRE :

MM. QUANTIN, *Botanique.*
CROISOT, *Mathématiques.*
THÉOBALD, *Géologie.*

MAITRES DE CONFÉRENCES :

Mlle DU MARACHE, *Physique.*
MM. CHALEAT, *Chronométrie.*
UEBERSFELD, *Physique.*

CHARGÉ D'ENSEIGNEMENT :

M. DELHAYE, *Astronomie.*

SECRÉTAIRE :

M. ROUQUAIROL.

RECHERCHES
SUR LES MOUVEMENTS SPONTANÉS
DES PLANTES GRIMPANTES

par LUCIEN BAILLAUD

SOMMAIRE

Introduction 5
1 — Les plantes grimpantes dans le monde végétal 9
2 — Morphologie et anatomie des tiges volubiles 22
3 — Idées directrices des principaux travaux sur les mouvements des plantes grimpantes — Méthodes d'observation 37
4 — Observations de quelques mouvements révolutifs 53
5 — Les mouvements révolutifs et la température 78
6 — La volubilité, la lumière et la pesanteur 89
7 — Action des secousses sur les mouvements des tiges volubiles 109
8 — Effets de la submersion, de la privation d'eau et de l'anesthésie sur le mouvement révolutif 119
9 — Effets des incisions et de la décapitation sur les tiges volubiles 124
10 — La circumnutation, les auxines, les auxines-oxydases et les inhibiteurs d'enzymes 129
11 — Les tendances latérales chez les végétaux et les mouvements révolutifs.. 143
12 — Les mouvements de circumnutation comme manifestation de rythmes endogènes 157
13 — Récapitulation des résultats et conclusions 174
Bibliographie 185
14 — Appendice : Quelques exemples de polarités morphologiques latérales.. 211
Table des matières 231

A mon maître, le Professeur A. TRONCHET

A mes parents

A ma femme

en témoignage de reconnaissance

Introduction

Les mouvements des plantes grimpantes ne semblent pas avoir attiré de très nombreux chercheurs : le sujet peut paraître de portée trop restreinte. Des auteurs renommés se sont pourtant penchés sur leur étude : DUTROCHET, précurseur de la physiologie moderne, Charles DARWIN, Hugo DE VRIES, W. PFEFFER, J. C. BOSE et bien d'autres. L'analyse de ces mouvements pose en effet sous un jour particulier une série de problèmes essentiels comme la croissance, les tropismes, les rythmes endogènes ou les polarités histo-physiologiques, et, lorsqu'on envisage la plante grimpante dans son ensemble, apparaît la question de son adaptation à un mode de vie très particulier, étroitement lié (jusqu'au parasitisme chez la Cuscute) à la végétation environnante. Ce dernier aspect du problème, compte tenu cependant des méthodes employées, n'est pas sans évoquer peut-être ce que Georges DUHAMEL appelle la « connaissance poétique » (1).

En étudiant la morphologie des tiges volubiles, les caractères de leurs mouvements et quelques aspects de leur physiologie, il conviendra à la fois d'éviter l'écueil d'un finalisme anthropomorphique et de ne pas perdre cependant de vue le rôle de la volubilité dans la vie même des plantes grimpantes. Il vaut évidemment mieux ne pas penser avec E. MORREN (1875) que les lianes agissent « pour se faire une place au soleil ». Mais la seule analyse stricte des phénomènes, à laquelle pourraient conduire les conceptions antifinalistes comme celles de F.A.F.C. WENT (1907) risque de ne donner qu'une idée incomplète des problèmes abordés, si, comme le dit BÜNNING (1949b), non finaliste lui-même, « le but ultime et le plus élevé de la physiologie est de connaître l'ordre de la nature, qui rend possibles les processus vitaux ».

Dans le présent travail, nous étudierons donc la biologie des plantes à tige volubile sous des aspects très divers, mais essentiellement liés les uns aux autres; nous nous efforcerons de situer chacun d'eux à sa place légitime dans le domaine devenu si complexe de la Biologie végétale, au risque de sembler parfois nous égarer dans des digressions abusives.

---

(1) « ...à côté de la connaissance scientifique, il existe une connaissance que l'on pourrait dire poétique et qui permet d'entrevoir le sens et la raison profonde des phénomènes de la nature » (lettre du 10-11-51). Il serait difficile d'énumérer tous les littérateurs, les poètes surtout, qui ont été inspirés par la vie des plantes grimpantes, symbole de la compétition biologique.

Dans la partie introductive, nous discuterons d'abord diverses classifications qui peuvent être appliquées aux plantes grimpantes en général et qui se rapportent à leur mode de fixation, aux types biologiques auxquels ces plantes appartiennent, à leur répartition dans la systématique et la phylogénie, à leur dispersion géographique et à leur écologie.

Nous considérerons ensuite la morphologie et l'anatomie des plantes grimpantes et plus spécialement, dans les tiges volubiles, les phénomènes de torsion qui peuvent les affecter, de dissociation du bourgeon terminal et les caractères particuliers du développement des feuilles.

La majeure partie de notre travail sera consacrée aux mouvements eux-mêmes. Après un historique des travaux antérieurs et une discussion des méthodes d'observation, nous envisagerons successivement le mouvement d'exploration libre dans des conditions définies, l'action de divers facteurs physiques (température, pesanteur, lumière, privation d'eau, submersion) ou mécaniques (secousses), les effets de la décapitation ou d'incisions, les divers essais chimiques que nous avons effectués (anesthésiques, inhibiteurs de systèmes enzymatiques, auxines-oxydases). Nous étudions ensuite les mouvements comme manifestations de rythmes endogènes et de polarités latérales et nous discutons les théories proposées. Nous ne consacrons pas de chapitres particuliers à certains autres problèmes qui nous paraissent essentiels : la détermination du siège histologique du mouvement, les corrélations entre les variations histologiques, morphologiques et physiologiques de la tige volubile au cours de son vieillissement, les corrélations longitudinales dans le mouvement lui-même, les relations entre la circumnutation et les tropismes, etc. Mais nous essayons de situer par rapport à ces problèmes les résultats de plusieurs de nos chapitres.

Enfin, nous regroupons les résultats essentiels de notre travail en une récapitulation générale où sont exposées en même temps nos conclusions.

La variété des problèmes envisagés dans le cadre général tracé ci-dessus et le nombre élevé des publications se rapportant à leurs aspects particuliers nous ont incité à placer des paragraphes « historique », « méthodes », « résultats », « discussion », « conclusion » dans la plupart des chapitres, au lieu de consacrer un premier chapitre à l'historique, un autre aux méthodes, etc. On voudra bien excuser les répétitions inévitables qui en résultent : elles sont, croyons-nous, beaucoup moins nombreuses que si nous avions procédé autrement.

*
**

Avant d'exposer ce travail, je veux dire ma reconnaissance à tous ceux qui m'ont aidé.

Ma reconnaissance va à ma femme qui, prenant une part essentielle à la mise au net du texte et des figures de ce mémoire, a pu me donner d'excellents conseils et m'aider de ses encouragements.

Elle va à mes maîtres de l'Enseignement Secondaire et de la Faculté qui m'ont fait connaître les Sciences de la Nature et la Botanique. Je tiens à rappeler ici la mémoire de M. J. FAUVEAU, Conservateur des Eaux et Forêts à Besançon, qui a guidé mes premières herborisations.

M. le Professeur A. TRONCHET, après m'avoir accueilli dans son laboratoire, m'a suggéré d'étudier les mouvements révolutifs, phénomène dont il venait de remettre l'analyse à l'ordre du jour. Beaucoup plus au courant que moi de cette question, c'était à lui, ou à Mme J. TRONCHET, qu'aurait dû revenir l'honneur de faire ce travail : tout au contraire, il m'a laissé le champ libre et il n'a cessé de me faciliter la tâche. Il a bien voulu discuter le plan de mon mémoire, relire mon texte et le corriger avec le plus grand soin. Enfin, il a accepté de présider mon jury de thèse, reconnaissant par là mon travail, malgré ses imperfections, comme une suite de ses propres recherches. Je ne saurais trop lui témoigner ma profonde et affectueuse reconnaissance.

M. le Professeur P. CHOUARD, professeur de Physiologie végétale à la Sorbonne, qui a bien voulu me faire l'honneur d'être présent à ma soutenance, a déjà pris une part active à mon travail. Malgré ses nombreuses obligations il m'a donné des conseils pour mes expériences, a bien voulu relire mon mémoire et me l'a fait grandement améliorer. Je le prie de recevoir ici l'expression de ma gratitude respectueuse.

M. le Professeur A. QUANTIN, qui, à la suite de M. TRONCHET, a publié de remarquables travaux sur les mouvements révolutifs, a bien voulu, lui aussi, me laisser libre ce champ d'investigations. Il m'a donné de nombreux conseils, par exemple pour la rédaction du chapitre 1. Il a surtout relu le chapitre 7 et m'a donné son accord sur l'interprétation de certaines de ses propres expériences. En acceptant de faire partie de mon jury, il m'a fait un honneur dont je ne saurais trop le remercier.

M. le Professeur JULLIEN, qui m'a fourni d'utiles renseignements pour le chapitre 5, et M. le Professeur DREYFUSS ont très amicalement accepté de participer à mon jury. Je les prie de trouver ici l'hommage de mes remerciements.

M. le Professeur COMBES, Membre de l'Institut, a bien voulu présenter mes notes à l'Académie des Sciences; je lui en exprime ma très respectueuse reconnaissance.

MM. les Professeurs ARNAL, BIEBL et BREMEKAMP et M. ROBERTY m'ont donné, par lettres, d'utiles renseignements sur leurs travaux personnels. De nombreux auteurs ont facilité ma documentation en m'adressant des tirés à part de leurs publications. Le personnel de l'Institut Botanique et du Jardin Botanique et le Secrétariat des Facultés de Besançon m'ont aidé avec la plus grande complaisance soit par de fructueuses discussions, soit en me donnant des références bibliographiques, en me fournissant les plantes à étudier, en effectuant pour moi un long travail de fixation et d'inclusion de tiges volubiles, en mettant au net mon texte et mes dessins ou encore en me soulageant dans mon service d'enseignement. Je ne saurais oublier le personnel des bibliothèques de l'Université de Besançon, de la Faculté de Pharmacie de Paris et du Museum National d'Histoire Naturelle, dont j'ai pu apprécier l'inlassable patience. Je tiens à assurer chacun de toute ma gratitude et en particulier Mme ALLENBACH, Mlles ANSEAU et COURTOT, MM. GIRARDIN, MARCHAND, MOREAU, TABOUREAU, TAVANT, Mme TRONCHET et M. VOISIN.

Une grande partie de mon expérimentation (chap. 5, 6, 8 et 9) a été réalisée à l'Institut Botanique de Tübingen grâce à deux stages offerts par l'Office

Militaire de Sécurité; les administrateurs de cet organisme se sont efforcés de faciliter mon séjour en Allemagne.

M. le Professeur BÜNNING m'a largement ouvert les portes de son laboratoire et m'a utilement conseillé dans mon travail, en me faisant profiter de ses connaissances, vastes et synthétiques. MM. les Professeurs W. ZIMMERMANN, L. BRAUNER et le très regretté K. PAECH, MM. les Docteurs H. GRADMANN, W. HAUPT et F. EBERHARDT ont bien voulu discuter mes observations et me donner des conseils féconds. Je leur en sais le plus grand gré. Je n'oublie pas tous ceux qui, dans ce laboratoire, m'ont aidé de leur soutien amical.

M. le Professeur PILET m'a fait le grand honneur de m'inviter à venir travailler au Laboratoire de Phytophysiologie de l'Université de Lausanne. Il a pris une part très active à certains dosages d'auxines-oxydases (chap. 10) et il m'a très amicalement autorisé à faire état de certains de ses résultats. Il a bien voulu relire et critiquer le texte du chapitre 10 et, partiellement, du chapitre 12. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma plus vive reconnaissance.

PREMIÈRE PARTIE

Caractères des plantes grimpantes

CHAPITRE I

LES PLANTES GRIMPANTES DANS LE MONDE VEGETAL

I. — INTRODUCTION

Le but de ce chapitre est à la fois de définir les plantes grimpantes, de rappeler leur situation dans la systématique et dans la phylogénie des plantes vasculaires et leur répartition géographique, et d'exposer les diverses modalités de leur comportement.

II. — LES MODES DE FIXATION DES PLANTES GRIMPANTES

On entend par *plantes grimpantes* des végétaux qui se développent en hauteur en s'appuyant sur des supports d'emprunt qu'ils saisissent par les mouvements propres de leurs tiges ou auxquels ils s'accrochent au moyen d'organes spécialisés tels que les vrilles. Cette définition exclut dans une certaine mesure les épiphytes dont le support conditionne la hauteur initiale à laquelle la plantule se développe mais non pas directement la croissance ultérieure.

Nous distinguerons schématiquement les principaux types de plantes grimpantes décrits par C. DARWIN (1865), F. MÜLLER (1867), et par TREUB (1883 a et b), repris ensuite par de nombreux auteurs, comme CHODAT (1907, 1911) et GOEBEL (1932), et nous proposerons la classification suivante :

A — sans mouvement révolutif et sans sensibilité au contact (1).

1. à fixation passive : les plantes dont les tiges s'accrochent aux végétaux voisins par des poils spéciaux (*Galium aparine*) ou par des aiguillons (*Rubus*, palmiers Rotang). On emploie parfois l'expression *lianes grappinantes*.
2. à fixation active : adhérence au support par des racines adventives (*Hedera helix*).

B — avec mouvement préhenseur, avant ou après le contact du support

1. sans grande sensibilité au contact : les organes volubiles, caractérisés par leur capacité de s'enrouler autour des supports uniquement à la suite du mouvement révolutif d' « exploration ».
   On peut distinguer par exemple
   a) d'après leur nature
      — les feuilles volubiles (rares : *Lygodium*)
      — les nombreuses tiges volubiles
   b) d'après la combinaison de plusieurs modes de fixation
      — quelques tiges volubiles à réactions thigmotropiques (*Cuscuta; Lophospermum scandens* var. *purpureum* : DARWIN 1877; *Tamus communis* : BRENNER 1912).
      — certaines tiges volubiles qui s'aident d'organes divers : poils accrochants (*Humulus lupulus*... : voir notamment LINSBAUER 1930 et NETOLITZKY 1932), suçoirs (*Cuscuta*), pétioles persistants en forme d'épines (divers *Combretum*, *Poivrea*, *Quisqualis*), épines et aiguillons de natures variées (TREUB), lenticelles très saillantes (*Tinospora crispa*), vrilles (certaines espèces de *Passiflora* : NOZERAN 1952).
   c) nous aurons à considérer dans des chapitres ultérieurs d'autres classifications fréquemment adoptées des tiges volubiles (d'après leur structure anatomique : chap. 2, le sens de leur enroulement : chap. 11, etc.).
2. à fixation conditionnée par leur sensibilité tactile. Ce sont les plantes à *vrilles*, organes thigmotropiques spécialisés. On distingue ces vrilles :
   a) suivant leur *nature morphologique* qui est
      — caulinaire : tels sont les rameaux en forme de vrille des Vitacées (cf. F. BUGNON 1953), la partie basilaire des vrilles des Cucurbitacées ou des Passifloracées. CHODAT (1907, 1911) et PILET (1953) distinguent à ce sujet les « vrilles-tiges » et les « vrilles-rameaux »; les exemples donnés par ces auteurs concernent les deux catégories suivantes d'organes caulinaires thigmotropiques :
         — terminés par un apex à croissance indéfinie : les tiges volubiles de *Cuscuta* sont des « vrilles-tiges » pour CHODAT et pour PILET (1953); TREUB signale des rameaux feuillés fonctionnant comme vrilles.
         — à croissance limitée. Les « crochets » décrits par TREUB semblent comparables à des « rameaux courts » à croissance rapidement arrêtée. Les vrilles de *Vitis* sont généralement considérées comme des inflorescences modifiées. F. MÜLLER (1882-1883) décrit quelques exemples de ce cas.
      — foliaire : ce sont par exemple les stipules des *Smilax*, les pétioles des *Clematis*, l'extrémité apicale du limbe foliaire et certaines folioles des *Lathyrus* ou des *Pisum* (dont A. MANN 1894, a pu expérimentalement obtenir l'évolution en organes foliacés, par l'ablation préalable des autres pièces foliacées de la plante), ou encore la totalité d'un appendice foliaire (cas de la partie supérieure des vrilles de Cucurbitacées ou de Passifloracées, du moins d'après certaines interprétations).

(1) Rappelons qu'on appelle *thigmotropisme* ou *haptotropisme* la réaction à une excitation de contact qui se traduit par un mouvement préhenseur actif.

— celle de racines : cas de certaines espèces épiphytes (Aracées, Orchidacées, Clusiacées, Bignoniacées, Asclépiadacées). R. CHODAT distingue les racines-vrilles qui, fortement lignifiées, n'ont qu'un rôle de soutien et celles qui, de plus, possèdent un parenchyme cortical chlorophyllien assimilateur situé sous le voile subéreux. F.A.F.C. WENT (1895) a fait l'étude anatomique de ces racines.

b) *d'après la manière dont s'effectue le contact* de la vrille avec le support.
— le contact est presque accidentel et n'est pas consécutif à un mouvement de grande amplitude pour le pétiole des *Clematis*.
— il est au contraire la conséquence d'un mouvement révolutif d'exploration chez les tiges vrilles de *Cuscuta* ou les vrilles des *Passiflora*, des Cucurbitacées et probablement d'autres plantes. Nous verrons que ces mouvements des vrilles diffèrent de ceux des tiges volubiles (chap. 4).

c) On peut encore distinguer les vrilles d'après le type de la réaction thigmotropique :
— la réaction n'est peut-être qu'un simple mouvement préhenseur chez beaucoup de vrilles.
— elle se traduit parfois par une excitation de la croissance en épaisseur par exemple chez les *Clematis* (C. DARWIN 1877), chez les vrilles de *Bauhinia* (BÜNNING, 1953), etc...
— des organes adhésifs bien différenciés se forment sur certaines vrilles de nature caulinaire : *ampoules* de fixation des vrilles de diverses Ampélidacées et Bignoniacées (voir P. MOENS 1956), *suçoirs* des *Cuscuta* étudiés notamment par M. MIRANDE (1900). Nous reparlerons de cette question dans notre chapitre 2.

d) On peut enfin faire intervenir, dans le classement des vrilles, le rôle d'organes spécialisés de natures diverses :
— poils accrochants sur les vrilles de certains *Iodes*, *Serjania*, *Buttneria*, *Delimopsis*...
— épines et aiguillons sur les vrilles de quelques Légumineuses.
— vrilles rendues rugueuses par des lenticelles chez le *Vitis pubiflora* var. *papillosa*.

Ces catégories ne sont pas rigoureusement tranchées : plusieurs mécanismes peuvent simultanément contribuer à la fixation des plantes grimpantes; ainsi selon R. NOZERAN les *Passiflora* disposent à la fois de vrilles et de tiges volubiles et comme l'a montré DUTROCHET (1844) les tiges des Légumineuses à vrilles sont souvent animées de mouvements révolutifs qui contribuent à l'efficacité préhensive des vrilles. Par ailleurs la nature morphologique des vrilles des Cucurbitacées et des Passifloracées a fait l'objet d'études et de controverses nombreuses (voir, parmi beaucoup d'autres, les publications de WYDLER 1853, BIANCONI 1855, NAUDIN 1857, GUILLARD 1857, TASSI 1857, LESTIBOUDOIS 1857, DECAISNE 1857, MASTERS 1871, DUTAILLY 1877-1892, COLOMB 1887, LOTAR 1888, RUSSELL 1890, D.T. MAC DOUGAL 1892 (voir aussi MAC NAB), HARMS 1893, NEITSCH 1923, WETTSTEIN 1935, NOZERAN 1952, BUGNON 1956 et surtout O. HAGERUP 1930). Le thigmotropisme n'est pas exclusivement réservé aux vrilles; il s'observe chez quelques tiges volubiles et aussi chez des plantes non grimpantes (*Pteridium aquilinum* : DEMOLE 1915, 1916).

On voit donc comment peuvent s'interférer les caractères distinctifs des diverses catégories de plantes grimpantes. Il existe en outre des cas particuliers difficiles à classer : ce sont les espèces faiblement grimpantes, ou celles dont les tiges sont volubiles dans certaines conditions seulement (*Vincetoxicum*) ou encore dont les vrilles sont peu thigmotropiques, etc...

En revanche, nous estimons que *la catégorie des plantes volubiles est une des plus homogènes de celles qu'on doit distinguer parmi les plantes grimpantes.* De l'ensemble des cas que nous avons personnellement étudiés, il ressort en effet que

la *volubilité est presque toujours associée à d'importants caractères communs : une nature morphologique de tige, une croissance apicale indéfinie, la constance du sens de l'enroulement, l'absence de sensibilité tactile.*

III. — LES PLANTES GRIMPANTES DANS LA CLASSIFICATION SYSTEMATIQUE DES PLANTES VASCULAIRES ET DANS LA PHYLOGENIE

Les ouvrages de VON MOHL (1827), C. DARWIN (1865-1877) et surtout SCHENCK (1892, 1893) sont très riches en renseignements sur la répartition des plantes grimpantes parmi les familles végétales; nous n'entreprendrons pas à nouveau l'étude de cette répartition mais il est utile sans doute d'indiquer les conclusions qu'on peut en tirer, notamment d'après les mémoires de SCHENCK.

Insistons d'abord sur la fréquence du port grimpant qu'on observe à peu près dans « la moitié des familles de BENTHAM et HOOKER ». Des irrégularités remarquables se manifestent dans cette répartition; ainsi plus de 200 espèces d'Oxalidacées sont grimpantes mais aucune Géraniacée ne l'est; on en connaît de même un grand nombre chez les Tiliacées et les Sterculiacées mais pas chez les Malvacées, chez les Campanulacées et non chez les Plantaginacées, chez les Composées alors que les Dipsacacées n'en possèdent pas. L'absence de types grimpants est en revanche la règle dans certains groupes systématiques caractérisés par un comportement biologique ou un port d'une grande constance : 1) les familles de plantes à habitat *aquatique*, Typhacées, Potamogétonacées, Najadacées, Aponogétonacées, Joncacées, Alismacées, Lemnacées, Nymphéacées; 2) les saprophytes : Triuridacées, Burmanniacées, Monotropées; 3) les parasites : Balanophoracées, Rafflésiacées, Orobanchacées; 4) des familles ou surtout des genres dont les représentants ont des exigences écologiques peu compatibles avec le port grimpant : plantes des montagnes, des déserts ou des steppes; 5) des familles dont l'appareil végétatif a une structure qui remble rendre impossible toute adaptation grimpante : Cycadacées, Broméliacées, Iridacées; 6) les familles des plus importants arbres des régions tempérées : Conifères, Cupulifères, Salicacées, Juglandacées, Acéracées et Rosacées (Prunées et Pyrées).

Nous sommes ainsi amené à rappeler ce qu'on sait ou ce qu'on présume de l'origine des plantes grimpantes au cours de l'évolution des végétaux.

IV. — REPARTITION DES PLANTES GRIMPANTES DANS LE TEMPS

En dehors de toute étude paléontologique, on peut admettre à priori (HUTCHINSON 1926, CAMPBELL 1928...) que les plantes grimpantes sont d'apparition relativement récente, plus récente en tout cas que les plantes qui leur servent de

support. Pour TAKHTAJAN (1954), dans les forêts tropicales, les lianes arborescentes ont donné naissance à des lianes herbacées et ces dernières à des herbes épiphytes et terrestres.

L'existence de plantes à tiges volubiles dans des familles aussi éloignées que les Liliacées, les Polygonacées ou les Convolvulacées ne saurait infirmer cette hypothèse souvent formulée : on trouve de la même façon des espèces hétérotrophes, saprophytes ou parasites, chez des familles de phanérogames très diverses comme les Orchidacées, les Santalacées ou les Orobanchacées; il s'agit nettement d'une convergence de formes. Le fait que, dans un groupe donné, les espèces volubiles puissent ne pas présenter de caractères anatomiques ou morphologiques plus « évolués » que les espèces non volubiles, ne serait pas davantage un argument valable : il n'y a pas de liaison obligatoire dans l'évolution de tous les caractères. La seule objection qui nous semble à considérer est celle que nous a formulée Mlle OBATON : dans bien des cas, une espèce actuellement grimpante aurait pu vivre, à l'état rampant, à une époque où elle n'aurait pas disposé de plantes-supports (et où, en même temps, la concurrence vitale aurait été plus réduite) ; mais, même dans ce cas, le *port* grimpant n'aurait été acquis que tardivement. Il est enfin évident que la notion de sens commun selon laquelle les plantes grimpantes n'ont pu apparaître que postérieurement à leurs supports a seulement une valeur d'ensemble et ne saurait être absolue dans une famille ou dans un genre donnés puisque une liane et son support n'ont qu'accidentellement une parenté proche.

Cependant, les arguments paléontologiques plaident aussi pour une apparition récente; ainsi, d'après MOLHOLM HANSEN (1) (1956), les *lianes* (on manque naturellement de documentation sur les plantes grimpantes herbacées) ne seraient apparues qu'au Paléogène, en même temps que les Microphanérophytes, après les Mégaphanérophytes et les Mésophanérophytes (Crétacé) et avant les Nanophanérophytes et les Hémicryptophytes (Néogène), les Géophytes (pré-quaternaire d'après les renseignements fournis par la phytogéographie) et les Chaméphytes et les Thérophytes (Quaternaire). Si donc il est admis que les plantes grimpantes manifestent un caractère d'évolution, il convient de se demander quel a été le mécanisme de cette évolution.

Envisagé dans son ensemble, le port spécial de ces plantes a certainement été un élément favorable à leur développement : il n'est pas apparu dans les groupes liés à des conditions écologiques sous lesquelles, semble-t-il, il ne contribuerait pas à la concurrence vitale.

L'examen des tableaux de SCHENCK montre que certaines familles sont particulièrement riches en plantes grimpantes de toutes catégories, à tiges volubiles ou à vrilles (Asclépiadacées, Légumineuses...) tandis que d'autres, comme les Conifères ou les Juglandacées, à port exclusivement arborescent, semblent fixées dans des types biologiques archaïques et démunies de toute plasticité évolutive : il nous paraît donc que la répartition des plantes grimpantes dans la systématique peut être tout aussi instructive que celle des plantes herbacées pour la connaissance de la phylogénie.

---

(1) Voir les critiques formulées sur l'ouvrage de cet auteur par T.M. HARRIS (1956) et par J. MCCORMICK (1957).

Parmi les interprétations proposées pour « expliquer » l'apparition des plantes grimpantes, certaines sont d'inspiration lamarckienne; selon SCHENCK (1892) ou COSTANTIN (1898) des tiges primitivement dressées ont été étiolées par un développement à l'ombre, seraient devenues volubiles à la suite de cet étiolement (voir NOLL 1885) et, plus tard, se seraient fixées sous cette forme; pour MAIGE (1898, 1900), l'origine des plantes rampantes serait du même ordre. GAUTHERET (1944) cite comme exemple d'explication lamarckienne l'atrophie des feuilles et du système radiculaire des *Cuscuta* par suite d'une dégradation parasitaire. On voit mal en revanche comment ramener l'existence des vrilles à une influence du milieu, comme le voudrait l'hypothèse de LAMARCK.

Le point de vue Darwinien de l'évolution des plantes grimpantes a été envisagé en détail par C. DARWIN lui-même (1880 et surtout 1877). Cet auteur fait observer que la circumnutation et le thigmotropisme sont très largement répandus dans le règne végétal. Ce sont donc des phénomènes très généraux qui vont se trouver amplifiés chez certaines espèces, ce qui peut expliquer le grand nombre de familles groupant des plantes grimpantes; C. DARWIN montre alors l'évolution très probable des plantes dressées en plantes à tiges volubiles puis à vrilles (1); la transformation de ces deux derniers types l'un en l'autre explique la présence de tiges volubiles et de vrilles dans des familles données et même dans des individus donnés; cette transformation semble très avantageuse pour les plantes grimpantes : les vrilles sont beaucoup plus efficaces que les tiges volubiles, pour la préhension des tuteurs et permettent à l'apex d'atteindre une hauteur plus importante à longueur de tige égale; aux arguments de DARWIN nous ajouterons que les vrilles évitent peut-être à l'apex de la plante les dangers que lui fait courir le mouvement d'exploration. Selon DARWIN les vrilles elles-mêmes sont capables d'évolution : il cite, à l'appui de cette assertion, le cas des Fumariacées; le *Fumaria officinalis* grimpe par les folioles terminales qui « ne sont pas plus petites que les autres folioles » tandis que l'*Adlumia cirrhosa* puis le *Corydalis claviculata* apportent des formes de transition avec les vrilles caractérisées du *Dicentra thalictrifolia*. Cependant, DARWIN admet la possibilité d'une évolution inverse de plantes grimpantes en plantes dressées : il considère le *Clematis flammula*, la Bignoniacée *Tecoma radicans*, le *Phaseolus vulgaris* var. *nanus* comme ayant *perdu* leurs faculté préhensive. Il s'agirait peut-être là d'un processus de « surévolution » au sens où H. GAUSSEN (1947) entend ce mot; cette surévolution, comme l'a montré J. CARLES (1952), ne contredit pas l'orthogenèse si générale dans le transformisme et si bien mise en évidence dans ce sens (sans la nommer) par DARWIN.

V. — REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES PLANTES GRIMPANTES

Les plantes grimpantes sont essentiellement réparties dans les pays chauds. En France, on n'en trouve à l'état spontané qu'un nombre restreint d'espèces.

(1) Par une autre voie, BONNIER (1911-1934) aboutit au même résultat en admettant, chez les Légumineuses, la filiation *Anthyllis-Psoralea-Phaseolus-Vicia*.

Parmi celles à tiges volubiles, le *Lonicera implexa* Aiton est limité à la région des Oliviers et voici pour d'autres les limites supérieures d'altitude indiquées par P. FOURNIER (1946) :

1.000 m	*Lonicera periclymenum*
1.200 m	*Tamus communis*
»	*Polygonum dumetorum*
1.500 m	*Convolvulus sepium*
»	*Humulus lupulus*
1.650 m	*Lonicera etrusca*
1.700 m	*Solanum dulcamara* (parfois volubile)
1.800 m	*Vincetoxicum officinale*, accidentellement volubile
1.900 m	*Polygonum convolvulus*
2.000 m	*Convolvulus arvensis*
»	*Cuscuta europaea*
»	*Cuscuta epithymum*

Aucune n'est exclusivement montagnarde : ce sont des plantes de plaine peu aptes à la vie en haute altitude. Quant à l'endémique pyrénéen *Dioscorea pyrenaica* ou *Borderea pyrenaica* (Bub.) Mieg. aux « rameaux flexueux », il n'est pas vraiment grimpant. Les plantes à vrilles de la flore indigène française présentent des limites semblables d'altitude. On connaît le caractère thermophile des *Vitis* ou du *Smilax aspera;* l'*Athragene alpina* (ou *Clematis alpina*) est la seule liane alpine, selon FOURNIER, et vit de 1.000 à 2.400 m, tandis que le *Clematis vitalba* n'atteint que 1.500 m et le *C. flammula* 600; le *Bryonia dioica* ne dépasse pas 1.400 m; parmi les *Vicia*, seul le très rare *Vicia pyrenaica*, aux vrilles très réduites, est signalé comme atteignant 2.500 m; parmi les *Lathyrus* à vrilles, le plus plastique est le *L. pratensis*, qui se développe de 0 à 2.100 m.

Sur la répartition des plantes grimpantes dans le monde, on trouve d'utiles renseignements dans de nombreux ouvrages (W.B. MAC DOUGAL 1941, BÜNNING 1956d, et CHEVALIER 1955). Nous nous contenterons de rappeler les chiffres si instructifs de SCHENCK : les 170 espèces grimpantes d'Europe représentent 1,8 % des phanérogames européens; les lianes y sont très peu représentées (*Hedera*, *Lonicera*, *Clematis*, *Vitis* et, dans une certaine mesure, les *Rubus* et les *Rosa*). Dans les forêts tropicales par contre, les lianes constitueraient le quart des espèces ligneuses et les 10/11 des plantes grimpantes seraient tropicales, répandues aussi bien dans l'Ancien que dans le Nouveau Monde. Une statistique établie actuellement donnerait sans doute des résultats différents mais l'ordre de grandeur des pourcentages resterait certainement le même.

Du point de vue des stations dans lesquelles ces espèces sont localisées, alors que le *Lathyrus palustris* reste cantonné dans les marécages et les prairies humides (et diverses lianes dans les forêts marécageuses le long de l'Amazone ou du Congo; CHEVALIER 1955) un beaucoup plus grand nombre se trouvent dans les lieux secs (nombreuses Légumineuses, *Convolvulus arvensis*, etc...) ou dans les bois et les haies (*Clematis vitalba*, *Tamus communis*, *Convolvulus sepium*, *Lonicera periclymenum*, *Humulus lupulus*, etc.).

SCHENCK, nous l'avons dit, remarquait l'absence de plantes grimpantes dans certains milieux peu propices. Nous verrons plus loin (chapitre 2) comment la vie de ces plantes dans des conditions bien définies se traduit par des caractères structuraux assez généraux; signalons pourtant déjà l'aspect paradoxal *xérophytique* de ces végétaux, observé par WARMING et VAHL (1909). Nous verrons

également (chapitre 6) l'influence directe du milieu sur le port des individus : de nombreux auteurs ont noté par exemple que le *Solanum dulcamara* et le *Vincetoxicum officinale* ne sont volubiles qu'à l'ombre (VELENOVSKY, 1913).

VI. — LES TYPES BIOLOGIQUES DES PLANTES GRIMPANTES

Les plantes grimpantes ont une vie de durée très variable; elles sont annuelles, bisannuelles ou vivaces (voir quelques exemples dans l'ouvrage de MOLISH 1929); elles passent l'hiver sous des formes également variées; A. CHEVALIER (1902) a d'ailleurs signalé l'influence du milieu sur le port de ces plantes. On peut rendre compte de leur adaptation au rythme des saisons en se reportant aux formes biologiques décrites par RAUNKIAER depuis 1903 et reprises par exemple par J. BRAUN-BLANQUET (1951) et Mme REYNAUD-BEAUVERIE (1936), ou à des variantes comme celles de E. SCHMID (1956), ou encore aux modes de description de KÜCHLER, DANSEREAU, etc. Selon la classification de RAUNKIAER (dont nous ne méconnaissons pas le caractère parfois un peu artificiel) nous distinguerons les cas suivants :

A) Parmi les *Phanérophytes*, qu'on regarde comme les formes les plus primitives, les moins adaptées à un rythme saisonnier, les espèces grimpantes (*Phanerophyta scandentia*) sont des lianes caractérisées par des tiges grimpantes ligneuses et vivaces, très répandues dans les forêts tropicales et représentées en France par les genres *Clematis*, *Vitis*, *Lonicera* (à feuilles caduques) et *Hedera* (à feuilles persistantes). Sous nos climats ce sont généralement des nanophanérophytes sauf parfois le lierre qui peut être un macrophanérophyte. Signalons ici l'ambiguïté du mot « liane » qui pour les uns (SCHENCK) s'applique à toutes les plantes grimpantes, pour d'autres ne concerne que les plantes grimpantes à tige ligneuse et pour d'autres enfin celles dont la tige ligneuse est vivace.

B) Le groupe des *Chaméphytes* ne paraît pas renfermer d'espèces grimpantes.

C) Les *Hemicryptophyta scandentia* sont, selon Mme REYNAUD-BEAUVERIE, des plantes vivaces à tige grimpante caduque et à bourgeons verts répandues dans les régions tempérées chaudes (sous nos climats, certains *Vicia* peuvent entrer dans cette catégorie).

D) Parmi les *Géophytes* ou *Cryptophytes*, qui passent leur saison de repos sous forme de bulbe (*Geophyta bulbosa*) ou de rhizome (*Geophyta rhizomata*), on peut ranger comme espèces grimpantes le *Bowiea volubilis*, diverses Dioscoreacées, etc...

E) Les *Thérophytes* ou végétaux annuels : ils comptent des plantes grimpantes à tige volubile comme les *Cuscuta* (qui peuvent d'ailleurs pérenner) ou à vrilles (certains *Vicia*, etc...)

F) Les *Hydrophytes*, plantes aquatiques à organes pérennants submergés, ne renferment pas d'espèces grimpantes, semble-t-il.

G) Au cas des *Epiphytes* peuvent être rattachés certains types arboricoles grimpants des régions chaudes.

H) Parmi les Parasites grimpants se rangent les genres *Cuscuta* et *Cassytha*. A noter à propos des *Cuscuta* l'existence d'un mode très spécial de conservation en hiver dans des sortes de galles (DEAN 1954).

VII. — LES PLANTES GRIMPANTES ET LA VIE EN COMMUN DES VEGETAUX

A) AVANTAGES DU PORT GRIMPANT.

La thèse darwinienne de l'évolution chez les plantes grimpantes suppose que le mode de vie particulier de ces végétaux leur confère quelques avantages dans la compétition biologique. En effet, grâce à la volubilité, des plantes à tiges grêles, souvent caduques, peuvent avoir un appareil végétatif de grande extension, beaucoup plus développé, en hauteur par exemple, qu'une plante non grimpante de même diamètre; l'amplitude des mouvements révolutifs (plus d'un mètre parfois) conditionne la possibilité de contact et d'enlacement de supports éloignés (1); le faible développement des feuilles dans la partie mobile lui permet dans une certaine mesure, au cours du mouvement d'exploration, d'éviter les obstacles (feuilles des plantes voisines) autres que les tiges qui peuvent jouer le rôle de support; la rapidité du mouvement révolutif détermine celle de la saisie du support; l'action attractive des tuteurs même (2) contribuerait peut-être à cette saisie que certains dispositifs peuvent rendre plus efficace encore (par exemple les poils épidermiques crochus de l'*Humulus lupulus* ou les suçoirs des *Cuscuta*). Et ainsi, des tiges souvent herbacées peuvent atteindre dans la nature, grâce à des supports d'emprunt, des dimensions remarquables (3).

B) NOCIVITE DES PLANTES GRIMPANTES.

Mais en s'enroulant autour des plantes voisines, elles ne leur demandent pas seulement l'appui mécanique dont elles ont besoin; elles leur prennent surtout la lumière qu'elles auraient reçue et entravent leur développement. Les relations entre la plante grimpante et la plante support favorisent l'une et souvent nuisent à l'autre. C'est par exemple ce qu'ont montré BLAQUIÈRE et DUPUY (1955) : cultivant des Vesces (*Vicia sativa* notamment) en présence de plantes diverses utilisées comme tuteur (Féverolle, Blé, Orge, Avoine) ces auteurs ont déterminé le poids frais récolté de Vesce et de tuteur *pour une surface donnée*; ils ont

(1) Cf. la notion de « rayon effectif » (A. TRONCHET 1942) ou de « rayon efficient » (A. et J. TRONCHET 1947).

(2) Action que fait nettement envisager A. TRONCHET (1945 et 1946 b) chez les vrilles de Cucurbitacées (voir également les travaux de A. et J. TRONCHET, 1945 et 1949, sur ces mêmes vrilles, les observations particulièrement démonstratives de A. QUANTIN 1951 sur les vrilles de Passifloracées et celles de Mme J. TRONCHET (1954 a et b) sur les tiges des *Cuscuta*); cette action dans le cas des plantules de *Cuscuta* pourrait être liée au chimiotropisme mis en évidence par E. BÜNNING et R. KAUTT (1956), à l'hydrotropisme (J. TRONCHET, 1957) ainsi qu'à certaines observations de PALM (1827).

(3) Le Palmier Rotang s'accroche aux plantes supports par sa partie supérieure jeune mais au cours de son développement, l'apex ne monte guère plus haut que la cime des arbres supports voisins; en effet, les parties plus âgées se détachent peu à peu du support et s'affaissent en s'enroulant irrégulièrement sur le sol. TREUB a observé (1883) un Palmier Rotang qu'il est classique de citer et qui, par ce processus, avait atteint une longueur de 240 mètres.
Selon BÜNNING (1956 d) certains *Entada* atteignent de 300 à 400 m.

constaté que la Vesce cultivée avec l'Orge représente 7,80 % du poids total, alors que ce nombre est porté à 62,40 % du poids total quand la Féverolle est utilisée comme tuteur; le poids frais *total* Vesce + support ne varie dans ces cas que dans le rapport 9/8; il semble donc, comme l'écrivent les auteurs, que le développement d'une espèce s'effectue réellement aux dépens de l'autre, le rendement total étant assez peu variable, mais le rendement de chacune résultant par exemple d'une compétition pour l'air et la lumière; nous ajouterons cependant que la compétition pour le sol pouvait entrer en jeu dans ces expériences (et peut-être d'autres facteurs de nature indéterminée). On pourra également consulter sur ce sujet les publications de KOHNLEIN et FENSE (1932), AHLGREN, POGL et GAUSMAN (1954), HUGUES et FERRET (1952) et BLAQUIÈRE (1955).

Les plantes grimpantes peuvent également nuire aux plantes supports par une action purement mécanique; en France, c'est le cas de l'*Hedera helix*, du *Lonicera periclymenum* et des *Clematis* (voir BEAUVERIE 1905). Le *Lonicera* a, sans aucun doute, l'effet le plus spectaculaire; des jeunes tiges s'enroulent autour de petits arbres, puis elles se lignifient et constituent un enlacement rigide; le tronc tuteur continue cependant de s'accroître en épaisseur sur toute son étendue, sauf au contact du Chèvrefeuille, où les tissus externes s'écrasent; progressivement, la liane se trouve enfoncée dans les tissus secondaires de son support; elle peut être entièrement recouverte par eux comme le montre BEAUVERIE (1905) d'après SCHWARZ. Dans le Queensland, HERBERT (1954) signale quelques cas extrêmes : il arrive parfois qu'une liane étouffe l'arbre qui la porte; dans d'autres cas la croissance de l'arbre s'effectue normalement malgré la liane qui finit par casser; parfois enfin, les tissus de l'arbre se referment sur la liane : HERBERT (1954) cite ainsi un *Araucaria cunninghamii* qui a littéralement englobé une liane de 18 mm de diamètre; la seule trace qui reste de celle-ci est une cavité spiralée à l'intérieur du bois de l'*Araucaria*; la coupe longitudinale du tronc fait apparaître cette cavité alternativement de part et d'autre de l'axe, à quelques centimètres de lui; seules les couches annuelles du bois voisines de la cavité sont déformées. LUTZ (1943) a également étudié les dégâts causés par diverses lianes.

En fait, la lutte à laquelle on assiste là, entre la liane et la plante support ne se limite pas toujours à des phénomènes de croissance; souvent, des blessures apparaissent, surtout chez le support; celui-ci peut réagir en formant un bourrelet hélicoïdal. Parfois, selon HERBERT (1928), les deux plantes en présence sont blessées et leurs tissus en contact peuvent effectuer des échanges nutritifs véritables, quoique limités.

LES DÉFORMATIONS CAUSÉES PAR LE CHÈVREFEUILLE

En Europe, les déformations causées par le *Lonicera periclymenum* sont bien connues (cf. HARTIG 1878, 1882, BEAUVERIE 1905, VINCENT 1917, LAURENT et MAGNIN 1916, H. ULLRICH 1951); un bourrelet hélicoïdal (accroissement dissymétrique de la tige de part et d'autre d'un sillon hélicoïdal) de sens positif (voir chap. 11) s'observe parfois sur un grand nombre d'arbres d'une même forêt; les Noisetiers, les jeunes Charmes, les Hêtres y sont particulièrement sujets. Ce phénomène ne se produit que sur de petits troncs, le *Lonicera* n'étant pas capable

de s'enrouler autour de supports de grand diamètre. Nous nous bornerons ici à décrire le cas d'un jeune tronc de *Fagus silvatica* récolté à Besançon. Le bourrelet est dissymétrique, à peine visible à la bordure inférieure de la constriction mais très développé au bord supérieur; les éléments du bois sont helicoïdaux dans le bourrelet et non plus longitudinaux; enfin, il ne s'agit pas là d'un véritable bourrelet cicatriciel (cf. BAILLAUD et COURTOT 1956) parce que le sillon ne se traduit pas par une mise à nu du bois : l'épiderme originel est encore en place. Cette excroissance due à la *compression* des tissus par le Chèvrefeuille a le même aspect que le bourrelet de cicatrisation des plaies, consécutif à une excitation du cambium parfois attribuée à la faible pression des tissus externes autour des blessures. Ici, la dissymétrie du bourrelet tient sans doute au fait que les tissus externes du *Fagus* ont été écrasés au contact du *Lonicera*, ce qui a pu inhiber localement le mouvement descendant de la sève dans le liber. La section longitudinale de la tige montre la disposition des couches annuelles qui sont anormalement épaissies dans le bourrelet. Une fois les tissus externes enlevés, on remarque que l'orientation des éléments ligneux superficiels est hélicoïdale dans le bourrelet supérieur; dans le sillon, cette orientation est perpendiculaire à la direction du sillon lui-même et semble montrer un effet de la *compression* sur la structure des tissus; enfin, le bourrelet est mal délimité sur sa partie supérieure : là se trouve une région de transition entre les tissus normaux de l'axe, orientés longitudinalement et pourvus de nombreux rayons de même orientation, et le bourrelet démuni de rayons et à éléments hélicoïdaux.

C) COMPLEXITE DE LA VIE SOCIALE DES PLANTES GRIMPANTES.

Les relations entre une plante grimpante et celle qui lui sert de support sont donc spécialement complexes et variables selon les espèces. Nous allons tenter de les situer dans le cadre général des relations sociales entre les plantes. Il nous semble à cet égard opportun d'esquisser quelques comparaisons avec la biologie des animaux : sans nous étendre sur ce sujet nous verrons en effet que les zoologistes ont établi entre les notions que nous allons passer en revue des liens parfois négligés dans les ouvrages de Biologie végétale (voir cependant les chapitres consacrés à la symbiose et au parasitisme dans les divers traités de W.B. MAC DOUGAL 1941, WARMING et VAHL 1909, ainsi que dans certains ouvrages de vulgarisation comme celui de G. VON NATZMER 1955, voir aussi certains travaux comme ceux de P. VUILLEMIN 1889 cité par J. BRUNEL 1944 et 1951, de RIPPEL-BALDES 1946, de D. VON DENFFER 1954).

On peut classer les formes de la vie en commun selon qu'elle nuit ou profite plus ou moins à l'un ou à l'autre des organismes en présence et suivant la réaction de chacun; ce sont alors les notions classiques de symbiose et de parasitisme, ou d'eusymbiose et de dyssymbiose (SCHAEDE 1948, VON DENFFER 1954), ou de symbiose et d'antibiose (selon VUILLEMIN l'antibiose caractérise l'action d'un organisme contre un autre qui ne réagit pas. La symbiose profite également aux deux; le parasitisme leur profite très inégalement : l'auteur considère en effet que le parasitisme, lorsqu'il conduit à une réaction de l'hôte, implique, au moins localement, une action favorable pour ce dernier et il cite à ce sujet l'excitation de la croissance dans le cas de zoocécidies). Pour

W.B. Mac Dougal toute vie en commun est une symbiose; celle-ci est *conjonctive* ou *disjonctive* selon qu'il y a ou non contact entre les individus; elle est *nutritive* ou *sociale* suivant qu'il y a une relation nutritive ou non entre eux; enfin, si la symbiose nutritive est à bénéfice unilatéral, elle est *antagoniste* : sinon elle est *réciproque*.

D) LES PLANTES GRIMPANTES ET LES MODES DE RELATIONS SOCIALES DES VEGETAUX

Pour envisager les modalités même de la vie en commun, il sera utile dans certains cas de faire appel aux définitions qu'en donne P.P. Grassé, et de donner des exemples choisis dans la vie des plantes grimpantes.

Le *parasitisme* caractérise (cf. Hutchins 1955) la Cuscute (ou l'hémiparasitisme puisque cette plante peut contenir de la chlorophylle : Lilienstern 1928). Mentionnons pour mémoire le « xéno-parasitisme » obtenu expérimentalement par une sorte de greffe (D.T. Mac Dougal et Cannon 1910) en particulier d'un *Cissus* sur un *Opuntia*. Notons enfin que certaines Cuscutes, grimpantes et parasites, peuvent être parasitées à leur tour par d'autres organismes (Borrello 1955).

La *symbiose* classique à bénéfices réciproques, selon R. Heim (1937), n'existe pas chez les plantes : tous les cas de « prétendue symbiose » peuvent se ramener à des formes de parasitisme. Cette réserve mise à part, on pourrait considérer comme des relations symbiotiques les échanges de substances observés par Herbert (1928) entre liane et support, ou le soutien qu'une liane apporte parfois à son support (Warming et Vahl 1909, Chevalier 1955). Remarquons enfin que les Légumineuses, qui représentent l'un des cas les mieux étudiés de symbiose, renferment un grand nombre d'espèces grimpantes (voir aussi la symbiose bactérienne du *Dioscorea macroura* : Schaede 1939).

Dans le cadre du *prédatisme*, propriété caractéristique des plantes carnivores (Natzmer 1955), on ne peut citer (et encore avec réserve) comme plantes grimpantes que les *Nepenthes* à cause du fonctionnement éventuel d'une partie de leurs feuilles à la manière d'une vrille (Darwin 1877).

L'*épibiose*, vie des « animaux fixés à demeure sur un organisme vivant auquel ils n'empruntent rien », caractérise les épiphytes de toutes natures : algues, lichens et mousses des écorces d'arbres (Ochsner 1927, Martin 1938, Phillips 1951, Hale 1952, Yorikawa et Nakanishi, 1956, etc.), végétaux des Saules têtards (Magnin 1894), Orchidées tropicales (voir Ule 1904) ; voir aussi Guerrero 1956. Lorsque l'épiphytisme nuit à l'hôte, Ruinen (1953) appelle épiphytose le déclin du support. Toutes les plantes grimpantes sont susceptibles d'être, au moins partiellement, des « épibiotes » dans la mesure où ce terme zoologique pourrait être utilisé dans ce sens.

La *possession de dispositifs de défense* contre les animaux est l'un des caractères d'ordre sociologique de certaines plantes grimpantes. Ces organes de défense sont représentés soit par des épines (on ne les trouve guère dans nos régions que sur les *Rubus* ou les *Rosa* chez lesquels elles jouent en même temps le rôle d'organes accrochants) soit peut-être par les laticifères particulièrement répandus dans certaines familles riches en espèces grimpantes comme les Convolvulacées et les Asclépiadacées soit encore les poils souvent urticants des *Loasa*.

Nous terminerons cette énumération par le *cleptoparasitisme* qui nous intéresse particulièrement; selon W.M. Wheeler (cité par P.P. Grassé 1935), c'est « la pratique des Fourmis qui dérobent les provisions d'une congénère ». C'est, dans une certaine mesure, le cas des plantes grimpantes qui nuisent aux plantes supports (Blaquière et Dupuy 1955) en leur prenant, comme nous l'avons vu, l'air et la *lumière* (voir les belles photographies publiées par Domin 1913 et par Brunnthaler 1914). Malgré les différences évidentes, la *lutte pour l'espace* joue dans la vie des plantes autotrophes un rôle aussi essentiel que la lutte pour la nourriture chez les animaux. Nous nous croyons donc autorisé, dans une certaine mesure, à *considérer les plantes grimpantes*

comme des cleptoparasites d'une catégorie particulière, dont le comportement n'est d'ailleurs pas obligatoire (puisqu'une plante grimpante peut se développer — à un moindre degré en général — sans support) et nuit aux plantes supports de façons très variées, allant d'une quasi-indifférence jusqu'à la destruction par « étouffement » de la victime ou, pour employer les expressions de VON DENFFER (1954) de la *parabiose* au « Raumparasitismus » (1).

VIII. — CONCLUSION

Cet aperçu montre que le groupe des plantes grimpantes n'est homogène ni par sa composition systématique, ni par le mode de fixation aux supports, ni par son rythme de végétation; deux seulement des catégories de RAUNKIAER semblent exemptes de plantes grimpantes, les plantes aquatiques (Hydrophytes) et les Chaméphytes des stations sèches. Cette classification nous permet d'insister sur la répartition des Phanérophytes grimpants, ou lianes, beaucoup plus répandus dans la zone intertropicale que dans les régions tempérées, alors que, dans ces dernières, les végétaux grimpants à tige aérienne annuelle sont abondants.

Pour conclure ce chapitre il y a surtout lieu de faire ressortir que *les plantes grimpantes ont une vie éminemment sociale*. Comme les Épiphytes, elles demandent généralement à d'autres plantes un support mécanique; mais de plus, elles se comportent en vrais *parasites* ou *hémiparasites* si elles sont hétérotrophes comme la Cuscute, ou, d'une certaine façon, en *cleptoparasites* si elles sont autotrophes. La spécificité parasitaire est réduite : seuls les parasites vrais (*Cuscuta*) peuvent exiger un hôte déterminé, à des degrés très variés d'ailleurs suivant les cas. Pour celles que nous qualifions de cleptoparasites aucune spécificité de cet ordre n'existe et les seules conditions de la fixation semblent être d'ordre morphologique : surtout diamètre et orientation du support (cf. BRENNER 1912) (2). Les *réactions défensives* de l'hôte sont limitées : les plantes arborescentes, à accroissements secondaires, présentent parfois des manifestations qu'on peut considérer comme défensives : englobement de la liane dans les tissus du support (cf. *Fagus* et *Lonicera*) ou parfois mort brutale de la liane lorsque la croissance du support la fait casser. L'*adaptation* des plantes grimpantes autotrophes à leur vie sociale se manifeste à la fois par les mouvements révolutifs d' « exploration » des tiges volubiles et des vrilles, par la sensibilité thigmotropique et par des caractères morphologiques ou histologiques qui contribuent à faciliter la circumnutation et l'enroulement, à rendre les tiges résistantes, à permettre la circulation de la sève dans des organes végétatifs de longueur relativement grande. Nous reviendrons dans un chapitre ultérieur sur ces caractères d'ordre anatomique.

---

(1) Pour W.B. MACDOUGAL (1941), il s'agit là d'une symbiose conjonctive sociale, qui nuit au support (étouffement et gêne mécanique : poids) et qui profite à la liane (lumière) tout en désavantageant cette dernière (dépendance). Pour LÖFFLER (1923) il s'agit d'un cas de parasitisme; c'était également l'opinion de A. SCHNEIDER (1897), p. 929.

(2) SCHWENDENER (1881) a en effet établi une relation entre l'orientation et le diamètre maximal du tuteur (cf. KOHL 1884); signalons ici que c'est MAC DOUGAL (1893 b) qui a découvert la possibilité de l'enroulement des vrilles entre elles; de même SPISAR (1910) a montré, contre KOCH, que la Cuscute peut s'enrouler autour de tuteurs non vivants.

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE DES TIGES VOLUBILES

I. — GENERALITES ET HISTORIQUE

Les caractères anatomiques des plantes grimpantes ont fait l'objet d'études très variées que nous résumerons et discuterons tout d'abord en les groupant sous quelques rubriques un peu conventionnelles qui ne doivent pas masquer l'unité du problème. Nous donnerons ensuite les résultats de nos observations personnelles.

A) ANATOMIE SYSTEMATIQUE.

Beaucoup de renseignements sur l'anatomie des plantes de familles contenant des espèces grimpantes se trouvent dans les traités classiques d'anatomie systématique des Dicotylédones de SOLEREDER ou de METCALFE et CHALK, dans les ouvrages de ESAU et de BOUREAU ou encore dans le Pflanzenreich et le Pflanzenfamilien. Les groupes systématiques suivants ont été particulièrement étudiés, notamment dans les travaux que nous mentionnons ci-dessous *à titre d'exemples :* Acanthacées : TCHOUPROFF; Apocynacées : SPIRE; Aristolochiacées : SCHELLENBERG, CZAJA; Bignoniacées : HOVELACQUE; Asclepiadacées : PFEIFFER; Caprifoliacées : REHDER (1903), GUNDERSEN (1910), LEGEAY (1914), COOPER (1938), WEBERLING (1957) ; Cassythacées : BOEWIG, MIRANDE; Convolvulacées : IRMISCH, LAGREZE-FOSSAT, D.H. SCOTT, ROYER (1881), PARULEKAR, SAYEEDUD-DIN (voir aussi MIYAWAKI, 1956) ; Cucurbitacées : nombreux auteurs, comme LOTAR (1881), FISCHER, et surtout A. ZIMMERMANN; Cuscutées : ENGELMANN et BRAUN, KOCH, B.E. SMITH, PEIRCE et surtout MIRANDE; Dioscoréacées : BÜCHERER (1889), QUÉVA (1894), ULINE (1898), ORR (1923, 1926), BURKILL (1944, 1949), MIÈGE (1950, 1952), BROUWER (1953), H.J. BRAUN (1957) ; Loganiacées : SOLEREDER (1895) ; Renonculacées (*Clematis*) : E.P. SMITH; Vitacées : ADKINSON; etc...

La cytologie des plantes grimpantes, mise à part celle des formations tactiles, ne paraît pas avoir été très étudiée; citons les recherches histochimiques de VAN FLEET sur l'endoderme de la *tige* des *Smilax*, comme exemple d'études cytologiques ne visant pas à l'approfondissement des connaissances sur les plantes grimpantes en tant que telles.

B) ANATOMIE PHYSIOLOGIQUE ET ECOLOGIQUE DES TIGES

L'anatomie physiologique, mise à l'ordre du jour par SCHWENDENER et son école, devait être d'une importance primordiale dans l'étude des plantes grimpantes; ce domaine de la botanique consiste, on le sait, en une confrontation des caractères anatomiques et physiologiques de plantes déterminées, une comparaison avec l'anatomie de

plantes voisines ne présentant pas les mêmes caractères physiologiques etc., ce qui peut permettre de conclure que tel caractère anatomique conditionne tel caractère physiologique. Cette manière de raisonner n'est pas sans écueil (anthropomorphisme...) mais nous verrons combien elle a été féconde.

1) *Structures anomales des lianes.* — Souvent décrites pour leur intérêt anatomique plus que pour leurs relations avec le port spécial de la plante, elles ont attiré par exemple l'attention de A. DE JUSSIEU (1841) (Malpighiacées), GAUDICHAUD (1841), TREVIRANUS (1847) (Sapindacées), METTENIUS (1847) (Bignoniacées), CRÜGER (1850-1851), WIGAND (1856), NETTO (1863), F. MÜLLER (1866 et 1867), LEVY (1869), LESTIBOUDOIS (1873), HERAIL (1885), WITTE (1886), STRASBURGER (1891), SCHENCK (1893), ROULET (1894) (*Thunbergia*), SCHENCK (1895), SCHWABACH (1898), STRASBURGER (1906), CZAPEK (1909), LÖFFLER (1915) (*Bauhinia*), SHIRLEY et LAMBERT (1918), LA RIVIÈRE (1921), DASTUR et KAPADIA (1931 b), HANDA (1937, 1938) (*Bauhinia*), D'ALMEIDA et PATIL (1945) ; une importante mise au point en a été faite par PFEIFFER (1926) et d'autres par les auteurs de divers traités (notamment par CHODAT, par HABERLANDT et par BOUREAU 1957). Cette étude a été reprise récemment par Mlle OBATON. Nous rappellerons seulement, d'après BOUREAU, quelques types principaux qui peuvent être groupés sous les deux rubriques suivantes :

a) Une assise cambiale : type *aplati* (anneau de bois secondaire inégalement développé selon les faces) ; type *lobé* (le fonctionnement inégal du cambium donne au massif ligneux une forme sillonnée) ; type *interrompu* (par places, le cambium ne donne que du liber et le corps ligneux prend un aspect étoilé : nombreuses Bignoniacées chez lesquelles se développent souvent, en outre, des cambiums surnuméraires) ; type *foraminé* (des massifs de liber « interxylémien » sont inclus dans le bois secondaire : Convolvulacées, Loganiacées...).

b) Assises cambiales anomales : type *concentrique* (cambiums surnuméraires continus d'origine péricyclique ou corticale : Légumineuses, Menispermacées...) ; type *dispersé* (le développement du parenchyme de la moelle et des rayons fragmente le cambium et par suite le corps ligneux : Acanthacées...) ; type *divisé* (les faisceaux primaires s'entourent d'un cambium et de formations secondaires : Sapindacées) ; type *composé* (un cylindre libéro-ligneux central est entouré de cylindres périphériques : Sapindacées) ; les types divisé et composé peuvent se transformer, avec l'âge, en type *cordé* (nouveaux cambiums et nouveaux massifs ligneux dans l'écorce : Sapindacées) et en type *fendu* (lobes puis fentes dans le corps ligneux : Sapindacées).

Ces lianes présentent des caractères adaptés à leur mode de vie : développement des tissus conducteurs permettant la circulation dans des tiges très longues, développement du parenchyme (rayons souvent larges) et forme des tissus augmentant la souplesse de ces tiges qui peuvent présenter l'aspect de câbles; mais de nombreuses plantes grimpantes ont des structures « normales » et les structures « anomales » se trouvent chez beaucoup de plantes non grimpantes (diverses Chenopodiacées, Ombellifères, etc.). De ces structures « anomales », on pourrait rapprocher les fasciations tératologiques (« anormales ») observées chez de nombreuses espèces volubiles; nous avons vu nous-même des tiges fasciées, normalement enroulées sur leur tuteur, de *Convolvulus sepium* et de *Tamus communis;* on en trouve de nombreux exemples dans les traités de tératologie (PENZIG notamment) ; citons, entre autres, les études de CAPPELLETTI (1930) (*Dioscorea*) et de YAMAGUCHI (*Pharbitis*). Cette structure fasciée n'est évidemment pas liée à la volubilité; il en est de même d'un cas de torsion par étreinte signalé par WITTMACK dans un rhizome de *Convolvulus.*

2) *La structure « normale » des tiges des plantes grimpantes.*

Elle a été étudiée d'une part du point de vue de l'anatomie et de la phylogénie, d'autre part en relation avec le port de ces plantes.

La disposition des faisceaux (ADKINSON, SINNOTT et BAILEY, ESAU...) montre une analogie entre les plantes herbacées « multifasciculées » et les tiges grimpantes pour la plupart à faisceaux séparés par de larges rayons de parenchyme (SINNOTT et BAILEY).

EAMES et MACDANIELS distinguent deux types principaux de structure des tiges grimpantes : à faisceau circulaire continu (*Celastrus, Lonicera, Solanum dulcamara, Vitis*) et à faisceaux isolés (*Adlumia, Apios, Clematis, Humulus, Pisum*). Dans ces dernières, le cambium interfasciculaire manque (*Adlumia*), apparaît et fonctionne très peu (*Pisum*) ou est très actif (*Clematis* (1)) et donne naissance à du parenchyme ligneux lignifié ou cellulosique : de toute façon, il s'agit là du développement radial des rayons primaires qui prolongent la moelle et non pas de formations analogues aux rayons secondaires intraligneux ou intralibériens qu'on observe chez les arbres. EAMES et MAC DANIELS insistent à ce sujet sur la confusion créée par l'emploi abusif du terme « rayon médullaire » dans tous les cas, confusion qui est, d'après eux, à l'origine de la théorie erronée selon laquelle les arbres seraient descendus de plantes herbacées.

Comme dans les régions tempérées les plantes grimpantes ont des structures « normales » et non pas « anomales », les études d'anatomie physiologique les plus intéressantes pour nous sont celles qui concernent ces structures normales; ce sont par exemple celles de WESTERMAIER et AMBRONN, BOWMAN et surtout le travail très précis de Mlle ROSKAM; ces plantes ont, par rapport à des espèces voisines non grimpantes, un développement moins accentué des éléments de soutien (sclérenchyme moins abondant ou fibres à parois moins épaisses), un calibre plus grand des vaisseaux du bois, une moindre proportion de parenchyme ligneux dans le bois et parfois un liber plus développé (*Phaseolus*). Il s'ensuit que les tiges des plantes grimpantes ont des éléments conducteurs de plus grande capacité et sont plus souples que les tiges des plantes dressées qui, elles, sont en revanche plus résistantes à la traction. Notons pour terminer que si de nombreuses tiges volubiles ont été décrites du point de vue de la structure anatomique des parties adultes, il ne semble pas en être de même des jeunes pousses de ces tiges volubiles, dans leur partie mobile elle-même (voir ci-dessous § G).

C) SENS DE L'ENROULEMENT ET TORSION

La plupart des tiges volubiles des régions tempérées sont tordues sur leur axe dans le même sens (2) que celui de la circumnutation et de l'enroulement (LÉON, DARWIN 1865, DE VRIES 1873, BRAUNGART...). Cette torsion « homodrome » a fait l'objet de nombreuses discussions (BARANETZKI, AMBRONN, WORTMANN, KOLKWITZ 1895, 1922). Certains ont montré que l'enroulement ne peut mécaniquement pas se faire sans torsion antidrome et on a cherché à distinguer les torsions passives et actives (SCHWENDENER 1882, 1886, 1898, GRADMANN 1927 b). On a également cherché à relier la torsion à une inégalité de croissance des tissus externes et profonds (SACHS 1874, etc.). Nous n'entrerons pas dans le détail de débats souvent théoriques et assez stériles; nous signalerons cependant encore les études quantitatives de HENDRICKS (1919 et 1923) et les expériences de R. SNOW (voir chapitres 11 et surtout 6).

La torsion des tiges enroulées est un phénomène assez compliqué mais celle de la région circumnutante libre serait spécialement intéressante à élucider : si la torsion elle-même est peut-être indépendante de la circumnutation, le sens de ces deux phénomènes a sans doute une même origine.

Enfin KOLKWITZ (1922 b) a montré que l'enroulement des tiges volubiles autour d'un support fait intervenir deux catégories de forces fixatrices, résultant les unes de la courbure (SCHWENDENER), les autres de la torsion.

---

(1) Selon BOUREAU (1957) (pp. 355-6), la Clématite ne possède pas de cambium interfasciculaire; suivant cette conception, la croissance radiale des rayons primaires interfasciculaires et le cloisonnement cellulaire consécutif ne seraient pas dus au fonctionnement d'un cambium interfasciculaire mais à la traction exercée par l'extension radiale des faisceaux voisins.

(2) Nous verrons dans un chapitre ultérieur (11) l'importance du sens de la circumnutation et de l'enroulement; nous indiquerons ce que nous savons de la constance de ce sens suivant les espèces considérées et nous esquisserons quelques schémas d'hypothèses destinées à rendre compte de ce phénomène.

D) CARACTERES INFRAMISCROSCOPIQUES DES PLANTES GRIMPANTES

Ils sont encore peu connus. ZIEGENSPECK a cherché à relier les propriétés élastiques des pousses de *Clematis* à la disposition des « fila ».

E) ANATOMIE PHYSIOLOGIQUE DES ORGANES SENSIBLES AU CONTACT

Les réactions au contact peuvent être soit des morphoses, soit des mouvements. Parmi ces derniers, on distingue les thigmotropismes (direction du mouvement préhenseur régie par l'excitant) et les thigmonasties (direction définie par la structure dorsi-ventrale de la plante). On sait que de très nombreuses plantes sont capables de l'une ou l'autre de ces manifestations : on a parfois pu mettre en évidence des caractères anatomiques qui paraissent liés à la sensibilité aux excitations mécaniques. Nous ne mentionnons que pour mémoire les thigmonasties : elles ne s'observent que chez les *Drosera* et non chez les plantes grimpantes.

Les thigmotropismes caractérisent les vrilles (voir par exemple EWART 1898) bien qu'on les observe à des degrés variables chez de très nombreuses plantes (voir des aperçus généraux par STARK 1916, UMRATH 1937, etc. et pour des cas particuliers les travaux de DEMOLE, FIGDOR 1915, BREMEKAMP 1924, etc. Voir aussi chap. 3, § II C). Chez les tiges volubiles, DARWIN mentionne le thigmotropisme du *Lophospermum scandens*, de VRIES celui de la Cuscute. Chez les vrilles, des différenciations épidermiques semblent en rapport étroit avec la sensibilité tactile : ce sont en particulier les *ponctuations tactiles* découvertes par PFEFFER (1885) étudiées par HABERLANDT (1906 b), BORZI, TRONCHET (amincissements très localisés de la membrane remplis par des saillies cytoplasmiques) et les *papilles sensibles* de HABERLANDT, étudiées également par TRONCHET; nous renvoyons pour ces questions à une mise au point que nous en avons faite récemment. L'anatomie des vrilles a par ailleurs fait l'objet de nombreuses descriptions détaillées. En dehors de celles relatives à la nature morphologique des vrilles (voir chapitre I § II A. 2. a.) nous citerons par exemple les publications de WORGITZKY (1887), O. MULLER (1887), MACDOUGAL, BUCHINGER, LISK, SCHNEE, etc. : les auteurs semblent d'accord pour considérer la structure des vrilles comme étroitement liée à leur fonction.

Les thigmomorphoses se présentent surtout chez les vrilles; ce sont : 1) des phénomènes simples d'épaississement et d'enroulement qui accompagnent le thigmotropisme (TONKOFF 1894, BRUSH 1912, etc.) et qu'on peut d'ailleurs provoquer artificiellement grâce à des substances de croissance (BORESCH, NYSTERAKIS) ; 2) les ampoules adhésives des vrilles de quelques *Ampelopsis*, *Vitis* et Bignoniacées (LENGERKEN 1885, MOENS 1956) ; 3) les suçoirs de quelques Phanérogames parasites, notamment des *Cuscuta* (SOLMS-LAUBACH 1867, PEIRCE, SPISAR 1910, SPERLICH 1926, GERTZ 1920, MIRANDE, ZENDER, ZIETZ, etc.) suçoirs dont la formation est corrélative de celle des enroulements étroits (A. et C. DODEL-PORT) ; 4) dans un tout autre ordre d'idée l'influence tonique exercée par la réaction thigmotropique des vrilles sur le développement de la plante (cf. BÜNNING, à paraître).

F) ORGANES ACCROCHANTS

Nous avons vu dans un chapitre antérieur que les plantes grimpantes possèdent souvent des poils accrochants. HABERLANDT en décrit chez l'*Humulus lupulus* et chez le *Phaseolus multiflorus*. Le *Wistaria chinensis* possède des poils orientés vers le bas; ils peuvent contribuer à la fixation des tiges volubiles sur leur tuteur tout comme chez les plantes grimpantes non volubiles ceux du *Galium aparine* ou les épines des *Rubus;*

on pourra consulter sur ce sujet, parmi beaucoup d'autres, les publications de WEGENER, PARÈS et RUAT, ESAU, etc.

G) RÉGION MOBILE DES TIGES VOLUBILES

Indépendamment de quelques études déjà mentionnées sur la torsion, cette région, parfois appelée « *flagelle* » (c'est le « Sucher » des auteurs allemands), a été envisagée à divers points de vue concernant surtout le développement des feuilles.

L'extrémité des tiges grimpantes présente en effet souvent une physionomie assez particulière : le développement des feuilles s'effectue après l'allongement des entre-nœuds. MAIGE comparait la morphologie des tiges grimpantes à celles des stolons rampants : grand diamètre des vaisseaux, faible développement des fibres dans le bois, faible diamètre et grande longueur des entre-nœuds et « dissociation » du bourgeon terminal. Pour MAIGE, un bourgeon est « dissocié » quand « la croissance intercalaire des entre-nœuds voisins du sommet augmente considérablement » et quand « les feuilles qui recouvraient le bourgeon terminal s'écartent les unes des autres ». L'auteur signale ce type morphologique par exemple chez le *Lamium galeobdolon* et le *Glechoma hederaceum* (les rameaux rampants seulement), le *Convolvulus sepium* (les rameaux rampants et les volubiles), l'*Ampelopsis hederacea* (les rameaux grimpants et non les florifères dressés). MAIGE insiste par ailleurs sur l'analogie des rameaux rampants et grimpants en rappelant les mouvements révolutifs de l'apex des stolons du *Fragaria vesca* (DARWIN 1882). Les analogies fonctionnelles nous paraissent plus importantes encore : il s'agit, dans les deux cas, de pousses non dressées qui se développent en s'appuyant sur des supports qui permettent à la plante d'allonger considérablement ses organes végétatifs et qui, dans la nature, déplacent leur apex parmi les plantes voisines, soit en ligne droite (stolons) soit suivant une trajectoire proche d'une hélice (tiges volubiles) bien que jamais vraiment hélicoïdale (J. TRONCHET 1954 d).

L'expression « bourgeon dissocié », qui caractérise à la fois la forme des pousses rampantes et celle des pousses volubiles, peut pourtant paraître, sinon mal choisie, du moins ambiguë. Elle suppose en effet qu'on définisse le bourgeon d'une tige herbacée d'après le degré de développement et d'épanouissement des feuilles au lieu de le considérer comme la région terminale de la tige où les cellules se cloisonnent activement, à l'exclusion de la zone d'élongation maximale. TROLL (1937) décrit lui aussi l' « Auflösung der Endknospe » des tiges volubiles; il montre que la comparaison de la zone apicale des tiges volubiles et non volubiles fait ressortir chez les premières une plus grande précocité dans l'allongement des entre-nœuds et, au contraire, un retard dans l'épanouissement des feuilles; il introduit à ce sujet la notion d'étiolement autonome, en suggérant qu'il s'agirait peut-être là d'un type spécial d'insensibilité à la lumière; il signale les études de L. KOCH (1893) qui portent notamment sur les espèces suivantes (pl. XXI) : *Aristolochia sipho, Convolvulus sepium, Clematis vitalba, Humulus lupulus, Lonicera periclymenum, Pharbitis hispida, Smilax rotundifolia, Tamus communis.* Les caractères de ces jeunes pousses correspondent par ailleurs à ceux des *turions* au sens de LINK (cf. A.P. DE CANDOLLE 1819, p. 354) : mais on réserve généralement ce terme aux jeunes pousses des plantes vivaces à leur sortie de terre. N'insistons pas sur cette question de terminologie.

RACIBORSKI (1900), WARMING (1901), GENTNER (1904, 1905), SCHAEDE (1939), A. ZIMMERMANN (1922), GOEBEL (1928-1932), TROLL (1955) (voir aussi CHODAT, NEGER) ont décrit la forme des feuilles des plantes grimpantes et leur « précurseur » (« Vorläuferspitze ») déjà observé par CRÜGER selon HABERLANDT (1924). On a ainsi montré (cf. RICHARDS 1952) une grande similitude dans la forme de ces feuilles (oblongues lancéolées à base souvent cordée, à nervures palmées), considérées chez des familles très éloignées parfois les unes des autres (comparer par exemple le *Tamus communis* et le *Convolvulus sepium*; les exceptions ne manquent évidemment pas). D'autre part, ces feuilles sont souvent « basiplastes » c'est-à-dire que le développement du limbe se fait du sommet vers la base. Le sommet, qui est donc le premier différencié, est généralement étroit : c'est le « précurseur » qui contribue à donner à

l'apex des plantes grimpantes une physionomie particulière; la base du limbe ne se différencie que tardivement. On considère parfois que la réduction du limbe au précurseur, dans les jeunes pousses, joue un rôle important dans le développement des plantes grimpantes (poids et encombrement faibles de la région apicale mobile).

Le polymorphisme des rameaux et des feuilles des plantes grimpantes a été très souvent remarqué (CZAPEK 1909, 1913, BENECKE, RICHARDS 1952). C. DARWIN (1877) a rappelé que la volubilité du *Polygonum convolvulus* n'a lieu qu'en été, que le *Periploca graeca* n'est volubile que dans ses tiges supérieures et que dans certaines espèces la volubilité concerne seulement la tige principale ou les rameaux latéraux etc. Nous étudions plus loin le cas du *Convolvulus sepium*. Rappelons ici l'observation par MIÈGE (1950) d'un *Dioscorea* dont les tiges sont rampantes sur plusieurs mètres de longueur, puis émettent des rameaux grimpants à feuilles alternes puis à feuilles opposées qui portent finalement les inflorescences.

En résumé, les jeunes pousses volubiles apparaissent parfois seulement dans la partie supérieure des plantes; elles sont souvent caractérisées par l'allongement anticipé des entre-nœuds par rapport au développement des feuilles (cf. SACHS 1874, pp. 1013...); le limbe foliaire lui-même est d'abord appliqué contre la tige et surtout représenté par son « précurseur »; dans les régions plus âgées de la tige, les feuilles achèvent leur développement et prennent, sous l'influence de la pesanteur et de la lumière, leur position épanouie (BURKILL 1944). Il faut mentionner ici l'articulation foliaire qui, souvent bien différenciée dans les plantes grimpantes, permet à des feuilles portées par des tiges d'orientation très variées de se mettre dans les positions les plus favorables à la réception de la lumière. De nombreux travaux ont été consacrés à l'étude de ces articulations : mentionnons seulement, pour des cas particuliers, MÖBIUS 1899 (*Wistaria*, *Akebia*...) et BURKILL 1944 (*Tamus*, *Dioscorea*).

H) MORPHOLOGIE EXPERIMENTALE

Nous ne connaissons pas d'étude des phénomènes physiologiques qui régissent les divers caractères des « bourgeons dissociés ». Relatons simplement les expériences de LÖFFLER (1913, 1919) sur la « régénération » de pousses volubiles après décapitation, celles de A. MANN (relatées par GOEBEL 1932, p. 1624 et par TROLL 1937-1939) sur la « foliarisation » des vrilles du *Pisum sativum* après l'ablation de toutes les feuilles et folioles de la plante et celles de KILLIAN (1955) montrant la transformation d'une très jeune ébauche foliaire en une vrille à la suite d'excitations par contact. Rappelons aussi quelques facteurs du milieu externe qui peuvent agir sur la volubilité (voir chap. 6, § II. A. 1 et 2), sur la structure anatomique (dorsiventralité de rameaux plus ou moins horizontaux soumis à l'action unilatérale de la pesanteur ou de la lumière : *Ficus repens*, MASSART 1902, pp. 38-40), etc. Signalons enfin, dans un tout autre domaine, les cultures de tissus ou de tiges de diverses espèces grimpantes (MOLLIARD 1908, LOO 1946, FALLOT 1955, etc.).

II. — OBSERVATIONS SUR QUELQUES ESPECES VOLUBILES

Si la morphologie externe des jeunes pousses volubiles a fait l'objet d'études détaillées quoique éparses, il n'en est pas de même de l'anatomie interne. Nous ne nous proposons pas ici de faire une monographie complète de ces questions mais il nous semble utile, pour fixer les idées, de décrire quelques tiges, en particulier parmi celles dont nous avons étudié les mouvements. Nous commencerons par une description morphologique du *Convolvulus sepium* puis nous résumerons

les caractères de quelques autres espèces que nous énumérerons selon l'ordre systématique.

A) DESCRIPTION DU *CONVOLVULUS SEPIUM*

Le *Convolvulus sepium* est une plante herbacée vivace qui, chaque année, développe une tige ramifiée parfois très importante. Ainsi avons-nous pu observer dans des décombres une tige fleurie en fin de croissance (le 7-8-56) de 4 m 25 de longueur, qui portait à l'aisselle de ses feuilles inférieures des rameaux mesurant respectivement (de bas en haut) : 1re feuille : 27 cm; 2e : 28 cm; 6e : 198 cm; 7e : 93 cm; 8e : 175 cm; 9e : 150 cm; 10e : 160 cm; 11e : 148 cm; 12e : 125 cm; 13e : 104 cm; 14e : 12 cm; 15e : 5 cm; 16e : 15 cm; 17e : 1 cm; 18e : 3 cm, soit près de 12 m 50 de ramifications latérales et de 16 m 75 de tiges au total. Ces chiffres montrent l'importance de l'appareil végétatif de ce Liseron.

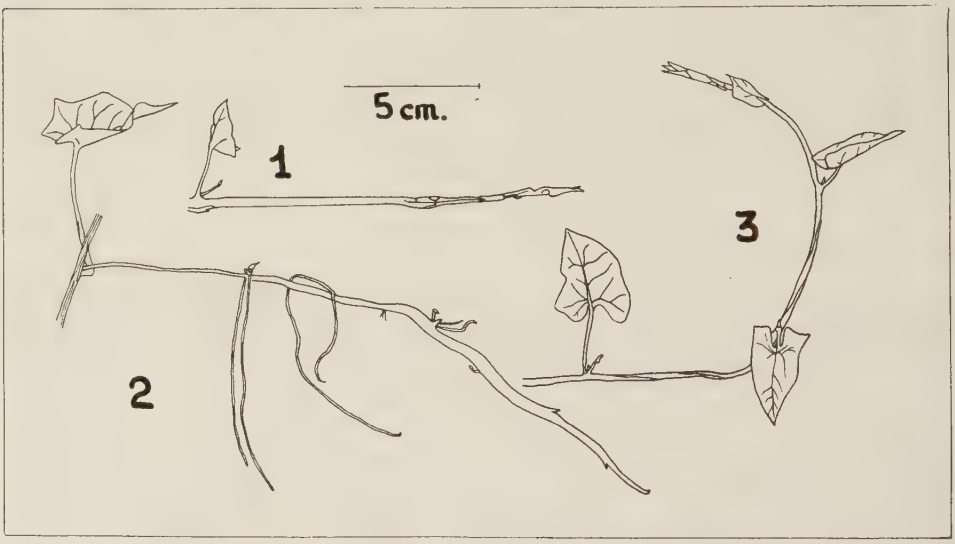


Fig. 1 : *Convolvulus sepium*, stolon.
Fig. 2 : *Id.*, extrémité souterraine tubérisée et munie de racines adventives d'une pousse rampante.
Fig. 3 : *Id.*, pousse volubile.

Les types de rameaux

Cette plante, dit Royer 1881 (cf. aussi Lagrèze-Fossat 1855 et G. de Saint-Pierre 1855) a « deux sortes de tiges, les unes volubiles et florifères, les autres stériles, stoloniformes, longuement étalées sur le sol et non volubiles malgré le voisinage et même le contact d'un support ». Ces dernières peuvent introduire leur sommet dans le sol et produire des racines adventives.

En fait, cependant, la distinction formulée par Royer n'est pas parfaitement tranchée; nous avons pu voir notamment des tiges ramper un certain temps puis redresser leur apex qui présente alors des mouvements de circumnutation, devient volubile et parfois fleurit.

Les stolons

Les tiges rampantes sont épaisses et charnues; elles sont souvent teintées de violacé foncé, sauf si elles se développent sous des ombrages très denses. Elles ont des entre-nœuds rapidement très longs et conservent leurs feuilles rabattues contre l'axe jusqu'à une distance notable de l'apex; la fig. 1 représente une telle extrémité, sur laquelle on distingue 4 feuilles appliquées; la plus basse d'entre elles s'insère à 45 mm du sommet de la tige; la feuille située au-dessous de celle-ci est déjà redressée mais de couleur violette. Plus bas, les feuilles sont plus grandes et vertes; la tige est violacée. De la base au sommet de cette tige, la longueur des entre-nœuds augmente d'abord puis décroît assez régulièrement comme en témoignent les mesures suivantes (en mm) :

3 - 5 - 15 - 22 - 33 - 46 - 70 - 93 - 78 - 114 - 103 - 121 - 140 - 138 - 130 - 134 - 122 - 89 - 103 - 90 - 77 - 26 - 9 - 4 - 2.

La fig. 2 représente une région terminale souterraine d'un stolon.

Les tiges volubiles

Les tiges volubiles du *Convolvulus sepium* ont, comme les tiges rampantes, à leur extrémité supérieure (« flagelle »), des feuilles appliquées contre l'axe jusqu'à 4, 5 ou 6 cm de l'apex (fig. 3); comme elles, elles possèdent des entre-nœuds très courts dans cette région et plus longs un peu plus bas. Mais en dehors de leur volubilité, elles se distinguent par une longueur maximale de leurs entre-nœuds (guère plus de 7 ou 8 cm en général, sauf pour les entre-nœuds de la partie basilaire) et une longueur totale de l'axe nettement moindres que les tiges rampantes; elles s'en distinguent également par un diamètre moindre et par l'absence fréquente de coloration violette (sauf un liseré qui peut border les très jeunes feuilles).

Nous avons fait observer qu'une tige peut être successivement rampante puis volubile. Une tige rampante peut très souvent, en outre, porter des ramifications volubiles. C'est en particulier le cas du grand échantillon dont nous avons indiqué plus haut la longueur de l'axe principal et celle des ramifications. Un caractère spécial de ces rameaux réside dans la grande longueur du premier entre-nœud. Ainsi à l'aisselle de la 7^{e} et de la 13^{e} feuille, se trouvent des rameaux dont les entre-nœuds, de la base au sommet, mesurent respectivement (en mm) :

7^{e} : 140 - 126 - 60 - 75 - 70 - 51 - 75 - 70 - 75 - 60 - 68 - 76 - 81 - 75 - 76 - 52 - 41 - 45 - 60 - 44 - 40 - 66 - 54 - 55 - 42 - 24 - 17 - 11 - 5...

13^{e} : 175 - 77 - 98 - 38 - 46 - 45 - 50 - 58 - 60 - 63 - 78 - 75 - 70 - 55 - 75 - 36 - 52 - 60 - 54 - 55 - 62 - 41 - 28 - 21 - 6 - 4 - 2...

Dans les ramifications supérieures, la longueur du 1er entre-nœud décroît. Notons encore que des tiges volubiles se développent également près de la souche, en général au-dessus de l'insertion des stolons, et que, dans ce cas, leur premier entre-nœud n'est pas particulièrement long.

Il pourrait être intéressant de rechercher le mécanisme de ces allongements divers; la zone basilaire des ramifications volubiles, à entre-nœuds aussi longs que ceux de la tige principale rampante, ne semble pas volubile (en particulier elle n'est pas tordue) comme si la branche mère exerçait là une influence prédo-

minante tant pour l'absence de volubilité que pour la longueur des entre-nœuds inférieurs. Aux environs du 4e entre-nœud, on observe un minimum de longueur suivi d'un 2e maximum vers le 13e puis d'un 2e minimum à l'apex : nos observations ne nous permettent cependant pas d'affirmer la généralité de ce phénomène.

Dimorphisme des tiges

Nous nous bornerons à conclure à l'existence de deux types de tiges. Il y a d'abord des tiges rampantes, insérées près de la souche, souvent violacées, qui présentent les caractères attribués par Goebel aux stolons (grande longueur des entre-nœuds, plagiotropisme, stérilité, formation éventuelle de racines adventives à chaque nœud) (1) et qui peuvent s'enfoncer, par leur apex, dans la terre (et avoir alors une teinte blanche, un diamètre plus grand, des entre-nœuds courts et des feuilles écailleuses). Ensuite se forment des tiges volubiles d'origines diverses, soit sur la souche même au-dessus de l'insertion des stolons, soit par la transformation de l'extrémité des stolons, soit par leur ramification. Ces tiges volubiles sont généralement vertes et plus grêles que les stolons; leurs entre-nœuds sont plus courts et elles sont capables de fleurir. Il est clair qu'une telle répartition des tiges rampantes et de la volubilité favorise un grand développement des individus.

Coupe transversale de la région mobile

La section montre un épiderme glabre, un parenchyme cortical chlorophyllien, une assise amylifère (amidon mobile) et un anneau libéro-ligneux secondaire continu mais peu différencié circonscrivant lui-même une moelle parenchymateuse.

B) DESCRIPTION SUCCINCTE DU *BOWIEA VOLUBILIS* (fig. 4)

L'inconstance du sens de l'enroulement de cette plante, dont la morphologie est par ailleurs si particulière, permet de penser que le mécanisme de sa circumnutation est très différent de celui de la plupart des autres espèces volubiles. La section transversale de la région mobile montre une structure très particulière. Sous l'épiderme se trouvent 2 ou 3 assises de parenchyme chlorophyllien puis, sans assise amylifère intermédiaire, le parenchyme fondamental; dans ce dernier sont dispersés quelques faisceaux (5 dans notre coupe) disposés à peu près à égale distance de l'axe mais bien isolés les uns des autres.

C) TIGES VOLUBILES DES DIOSCOREES

La figure 5 montre l'aspect des pousses volubiles du *Dioscorea batatas*. L'étude anatomique en a été faite en détail par Quéva (pl. VI) ; nous rappellerons que cette tige est cannelée (collenchyme dans les angles), que son parenchyme cortical est nettement distinct du cylindre central, que les massifs libéro-ligneux sont peu nombreux et répartis sur deux rangs; l'étude de coupes transver-

(1) Il y a deux racines adventives à chaque nœud du stolon dans cette espèce.

sales nous a montré une lignification tardive qui atteint au maximum un ou deux vaisseaux par massif dans la région mobile de la tige. Une assise amylifère est bien différenciée mais ne montre pas de bandes de Caspary. A l'état adulte, cette tige possède des massifs de collenchyme très individualisés (de type lamellaire sous l'épiderme et passant progressivement dans les régions profondes au type angulaire), un parenchyme cortical bien délimité malgré la disparition de l'amidon de l'assise qui était primitivement amylifère, un cylindre central entouré d'une zone continue de sclérenchyme et montrant des massifs libéro-ligneux complètement différenciés; les vaisseaux sont de grande taille.

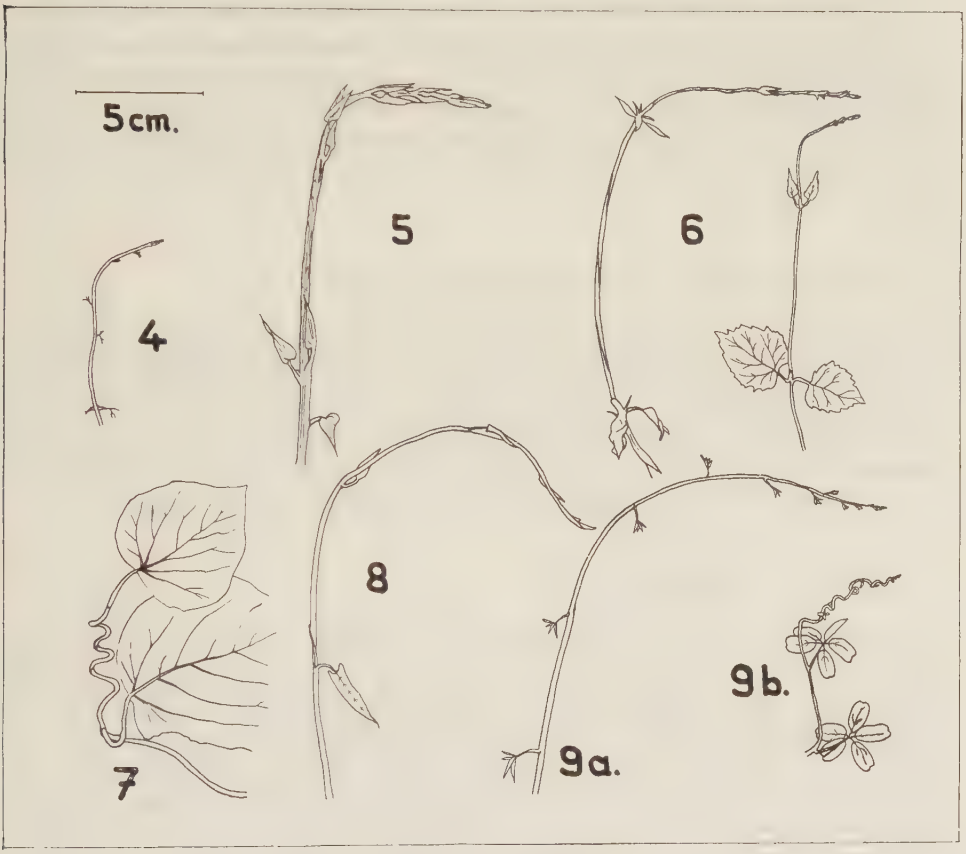


Fig. 4 : *Bowiea volubilis*, tige volubile.
Fig. 5 : *Dioscorea batatas*, id.
Fig. 6 : *Humulus lupulus*, id. (deux échantillons).
Fig. 7 : *Aristolochia sipho*, enroulement libre.
Fig. 8 : *Polygonum baldschuanicum*, tige volubile.
Fig. 9 : *Akebia quinata;* a, tige volubile; b, enroulement libre.

D) *HUMULUS LUPULUS*

La tige volubile de cette espèce (figure 6) présente des feuilles d'abord très étroites et rabattues vers le haut contre l'axe; l'épiderme est muni de poils accrochants; la tige est fortement torsadée.

Une section transversale dans la portion volubile de la tige montre notamment un épiderme, un parenchyme cortical, un cylindre libéro-ligneux peu différencié et une moelle souvent creuse. Il n'y a pas d'assise amylifère bien individualisée mais l'amidon ne manque pas dans les tissus corticaux.

E) *ARISTOLOCHIA SIPHO*

De cette espèce, nous avons étudié une portion de tige parvenue à la fin de son développement et douée d' « enroulements libres » (fig. 7). La section transversale dans la partie la plus jeune de cette tige montre un épiderme lisse, un parenchyme chlorophyllien, une assise amylifère (amidon probablement mobile), des massifs libéro-ligneux séparés les uns des autres par des rayons primaires de parenchyme. Dans la tige un peu plus âgée et enroulée normalement, dont la structure est bien connue, l'assise amylifère reste bien visible, les faisceaux sont encore séparés les uns des autres mais un anneau scléreux délimite le cylindre central.

F) *POLYGONUM BALDSCHUANICUM* (fig. 8)

Dans la pousse volubile ou « flagelle », les feuilles sont étroites et appliquées contre la tige; les formations libéro-ligneuses sont développées mais ne présentent que peu de lignification. Une assise amylifère sépare le parenchyme cortical du cylindre central. A l'état adulte, l'assise amylifère subsiste, tandis que la lignification concerne à la fois les tissus ligneux et un épais cylindre de sclérenchyme « péricyclique » à membranes d'ailleurs peu épaisses.

G) *AKEBIA QUINATA*

Cette liane aux feuilles palmatipartites a un long « flagelle »; le développement complet des feuilles ne se fait, dans les pousses vigoureuses qu'à une cinquantaine de cm de l'apex. Dans la partie terminale (fig. 9a) les feuilles sont petites, leurs lobes resserrés les uns contre les autres et elles sont appliquées vers le haut. Dans la partie mobile, une coupe transversale montre un épiderme lisse, un parenchyme chlorophyllien, une assise amylifère continue à amidon mobile (l'amidon semble constamment disposé sur la face inférieure des cellules) et des faisceaux libéro-ligneux bien individualisés malgré la faible lignification du bois. Ces faisceaux (nous en avons dénombré 18 dans une coupe) sont séparés les uns des autres par des rayons primaires d'un parenchyme probablement chlorophyllien.

Plus bas, l'assise amylifère persiste avec son amidon mobile moins abondant; les faisceaux restent bien individualisés, coiffés d'une calotte fibreuse et munis de vaisseaux de large diamètre. L'individualisation des faisceaux, séparés par des rayons parenchymateux, contribue sans aucun doute à la souplesse de la tige adulte; le grand diamètre des vaisseaux est également un caractère de liane.

La fig. 9b se rapporte à l' « enroulement libre » naturel d'une tige parvenue à la fin de son développement; il s'agit d'un rameau grêle (14 faisceaux) déjà

résistant (le sclérenchyme périlibérien est différencié et forme ici une couche continue, ce qui n'était pas le cas dans la tige âgée normale que nous venons de décrire). L'assise enveloppant ce sclérenchyme n'est pas amylifère; le bois est lignifié mais ne présente guère de formations secondaires. Il est à remarquer qu'ici la lignification du bois et du sclérenchyme s'est produite alors que les feuilles sont restées à un état juvénile.

H) *MENISPERMUM CANADENSE*

La figure 10 schématise l'extrémité d'une tige volubile de cette espèce vers la fin de son élongation annuelle (juillet). La section transversale de la région mobile montre un épiderme, un parenchyme cortical chlorophyllien, une assise amylifère peu nette et un cercle de faisceaux libéro-ligneux juvéniles séparés les uns des autres par des rayons primaires de parenchyme.

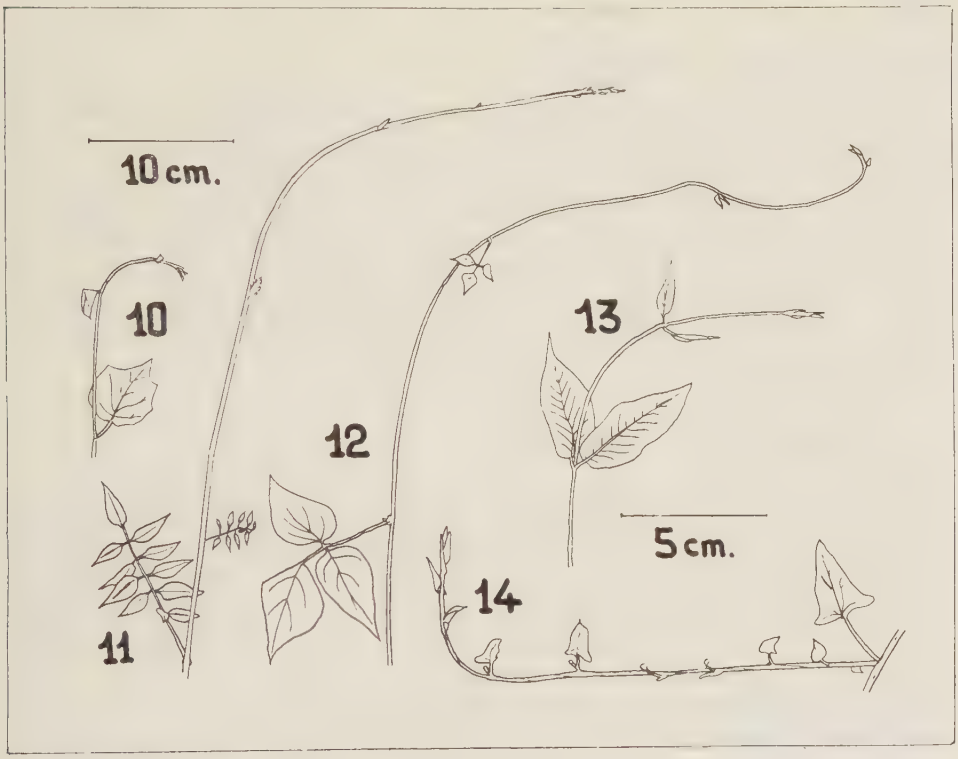


Fig. 10 : *Menispermum canadense*, petite tige volubile.
Fig. 11 : *Wistaria chinensis.*
Fig. 12 : *Rhynchosia phaseoloides.*
Fig. 13 : *Periploca graeca.*
Fig. 14 : *Convolvulus arvensis.*

Remarque générale : toutes les figures sont à la même échelle (indiquée par « 5 cm » en bas à droite) sauf la fig. 11, environ deux fois plus réduite (échelle en haut à gauche).

I) *WISTARIA CHINENSIS*

La région mobile, ici encore, correspond à la définition du bourgeon dissocié : les feuilles ne s'épanouissent qu'à 20 ou 30 cm de l'apex des rameaux volubiles (fig. 11). L'épiderme est recouvert de poils mous rabattus vers le bas; le cylindre libéro-ligneux ne contient que peu de vaisseaux lignifiés dans toute la région mobile; une assise amylifère sépare le parenchyme cortical du cylindre central à l'état jeune; dans les régions âgées, l'amidon persiste encore, tandis que le fonctionnement du cambium donne naissance à un anneau de bois secondaire lignifié.

J) *RHYNCHOSIA PHASEOLOIDES*

La figure 12 schématise le flagelle de cette Légumineuse très semblable à un *Phaseolus*. On remarquera la finesse de la tige et les caractères des feuilles et des entre-nœuds.

K) *PERIPLOCA GRAECA*

La figure 13 montre l'aspect des pousses volubiles de cette plante aux feuilles étroites, surtout à l'état jeune, et aux entre-nœuds allongés. Dans la coupe transversale de la partie mobile, on observe un épiderme glabre, une assise sous-épidermique de parenchyme banal (hypoderme), 1 ou 2 assises de parenchyme chlorophyllien, 4 ou 5 assises de parenchyme banal puis une assise amylifère à amidon mobile (situé contre la face inférieure des cellules) et un anneau de faisceaux libéro-ligneux déjà bien développés. Ceux-ci sont surmontés de paquets de fibres individualisés et comprennent des formations primaires et secondaires. Le cambium est continu.

L) *CONVOLVULUS ARVENSIS*

Nous avons donné suffisamment de détails sur le C. *sepium* pour ne pas insister sur le C. *arvensis*. Cependant nous croyons utile de présenter la figure 14 qui montre l'aspect de la pousse volubile, notablement moins allongée que celle de la plupart des autres espèces. La zone courbée est réduite et le décalage est minime entre l'allongement des entre-nœuds et le développement des feuilles.

M) CONFRONTATION ET DISCUSSION DE NOS OBSERVATIONS

En étudiant la structure anatomique de la portion circumnutante des tiges volubiles, nous nous proposions de chercher à localiser parmi les tissus de la plante le siège du phénomène polarisé latéralement qui détermine la circumnutation. En effet, nous verrons plus loin que les tiges volubiles, appartenant à des groupes systématiques très éloignés, présentent de frappantes analogies dans les caractères de leurs mouvements. On pouvait espérer que la comparaison des

diverses structures anatomiques correspondantes mît en évidence un caractère structural commun susceptible d'être directement lié à la volubilité.

A priori, il semble qu'on doive chercher ce caractère dans des tissus peu profonds (l'axe du parenchyme médullaire est par exemple à exclure de cette recherche) et dans des tissus continus tout autour de la tige. On pouvait penser à un tissu méristématique et en particulier au cambium puisqu'il s'agit apparemment d'un phénomène de croissance : l'absence de zone cambiale continue chez diverses espèces, notamment les *Discorea*, élimine une partie de cette hypothèse (celle qui concerne l'intervention éventuelle du cambium).

En fait, la comparaison de nos diverses coupes ne permet pas d'établir avec précision la localisation recherchée. La source de l'activité révolutive doit se situer parmi les tissus suivants : épiderme, parenchyme cortical, assise amylifère et région cambiale ou procambiale. L'épiderme et le parenchyme cortical sont, d'une manière générale, des tissus continus. Dans la région mobile, il en est généralement de même de la zone cambiale, procambiale ou du moins indifférenciée du cylindre central aussi bien chez les *Dioscorea* que chez les Dicotylédones (sauf par exemple chez l'*Akebia*) à cause de la différenciation tardive des tissus. Il y a lieu de remarquer qu'il en est de même de l'assise amylifère que nous avons observée dans toutes les tiges volubiles étudiées (sauf certaines espèces où l'amidon est présent par ailleurs dans le parenchyme cortical et sauf surtout dans le *Bowiea volubilis* qui a des mouvements révolutifs d'un type très spécial).

Le rôle statolithique de l'assise amylifère dans les organes géotropiques, que HABERLANDT a si bien cherché à démontrer et que les recherches récentes tendent à confirmer, laisse une forte présomption en faveur de l'hypothèse que *cette assise jouerait un rôle important dans la circumnutation* (1). Il serait intéressant à ce sujet d'étudier le comportement de l'assise amylifère dans des plantes soumises à une obscurité prolongée et dont on sait que le mouvement révolutif, dans ces conditions, s'arrête (chap. 6 § II A 2). Il serait également intéressant d'étudier cette assise dans des tiges volubiles soumises à des secousses, facteur qui, nous le verrons (chap. 7) gêne lui aussi le mouvement. Pour préciser nos conclusions, nous avons étudié des coupes de diverses tiges volubiles préalablement fixées dans le liquide de Bouin et conservées dans leur position naturelle. Nous espérions d'une part observer les amyloplastes *en bas* des cellules qui les contiennent (ce que nous avons vu en effet) d'autre part et surtout remarquer un caractère cytologique polarisé latéralement, qui pourrait être lié à la polarité de la circumnutation. Sur ce dernier point, nos observations ont été négatives. La méthode de fixation employée en plein air, est d'ailleurs de caractère aléatoire et peut être mal appropriée au but recherché. De nouvelles études s'imposent et nous pensons en particulier qu'il faudrait opérer à basse température (le froid ne fait que ralentir le mouvement, il ne l'arrête pas, au moins dans certaines limites) pour diminuer les risques de perturbation de la structure cytologique quand on détache de la plante un fragment de tige pour le fixer.

(1) Dans les tiges volubiles de *Thunbergia*, KANGA et DASTUR (1927) signalent une assise casparyenne typique à amidon statolithique, qui jouerait un rôle dans la sensibilité géotropique.

III. — CONCLUSION

La morphologie des plantes grimpantes et en particulier des tiges volubiles nous a permis de mettre en évidence ou de confirmer certains caractères liés au port de ces plantes : entre-nœuds longs, peu d'éléments de soutien, gros éléments conducteurs, etc... chez les tiges adultes, développement et épanouissement retardés des feuilles (1) par rapport à l'allongement intercalaire dans les pousses jeunes et mobiles. D'autre part, l'anatomie interne des pousses volubiles montre un retard très net de la différenciation des tissus vasculaires. Elle nous donne en outre l'occasion de formuler un des problèmes essentiels, à notre avis, que soulève la volubilité : quelle est la part respective des divers tissus dans la circumnutation? Nous ne pouvons répondre à cette dernière question qu'en indiquant quatre régions histologiques apparemment constantes chez les rameaux volubiles jeunes, continues tout autour de l'axe de la tige et situées près de la périphérie. Ces quatre régions sont donc, comme nous l'avons dit, l'épiderme, le parenchyme cortical, l'assise amylifère et peut-être la région indifférenciée, procambiale ou cambiale du cylindre central. Nous pensons que l'étude cytologique des manifestations éventuelles de polarité latérale dans ces quatre régions histologiques doit faire avancer d'un grand pas la connaissance du problème de la circumnutation.

(1) Signalons ici l'analogie morphologique entre les tiges volubiles et les frondes volubiles des *Lygodium* : ces dernières sont caractérisées, on le sait, par une croissance indéfinie et un grand allongement du rachis.

DEUXIÈME PARTIE

Les mouvements révolutifs Historique et méthodes d'investigation Observations et expériences

---

CHAPITRE III

IDEES DIRECTRICES DES PRINCIPAUX TRAVAUX SUR LES MOUVEMENTS DES PLANTES GRIMPANTES METHODES D'OBSERVATION

I. — INTRODUCTION

Dans les chapitres précédents, nous avons donné un aperçu des caractères principaux des plantes grimpantes. Nous allons maintenant étudier leurs mouvements, et particulièrement les mouvements révolutifs des tiges volubiles. Le présent chapitre rassemble les éléments essentiels de l'historique de la question. Nous le divisons en trois parties distinctes : nous indiquons d'abord, dans ses grandes lignes, le développement de nos connaissances sur les mouvements des plantes grimpantes; puis, nous proposons une classification des mouvements des végétaux, dans laquelle nous discutons la place qui revient aux mouvements des plantes grimpantes; enfin, nous exposons les techniques les plus typiques utilisées par les auteurs et par nous-même pour l'observation particulière des mouvements révolutifs.

II. — HISTORIQUE

Nous ne ferons pas ici un historique complet des travaux portant sur les mouvements des tiges volubiles et des vrilles; nous nous proposons seulement de donner un aperçu des points de vue auxquels se sont placés les chercheurs et, à l'occasion, nous renvoyons pour plus de détails, aux chapitres dans lesquels nous avons traité telle ou telle question. D'utiles renseignements concernant la bibliographie ancienne se trouvent dans de nombreuses publication (I. LÉON 1858, PFEFFER 1912, SACHS 1892, LECLERC DU SABLON 1887, KOHL 1884, A. GRAY, VAN TIEGHEM 1891).

A) LA DECOUVERTE DU THIGMOTROPISME ET DE LA NUTATION REVOLUTIVE

Jusqu'au XVII[e] siècle, la connaissance des mouvements des plantes grimpantes restait confuse : le sens de l'enroulement des tiges volubiles était attribué à l'influence directe du soleil (cf. A.P. DE CANDOLLE), le thigmotropisme des vrilles à une cause d'ordre psychique et le rôle du mouvement révolutif était méconnu.

En 1812, le grand physiologiste T.A. KNIGHT, qui venait de découvrir le géotropisme, montra que la courbure des vrilles au contact d'un support résultait directement de la pression due au contact et était « uninfluenced by any degrees of sensation or intellectual powers ». Ce travail est la première tentative de recherche du mécanisme des mouvements des plantes grimpantes; c'est par ailleurs la découverte du thigmotropisme, découverte encore bien incomplète, comme MOHL (1827) devait le montrer, puisque KNIGHT méconnaissait le rôle actif de la vrille dans la réaction au contact.

Dès cette époque, certains se préoccupaient du siège histologique du mécanisme des mouvements : on l'attribuait aux faisceaux vasculaires, jusqu'à ce que DUTROCHET en 1822 ait montré, chez le *Mimosa*, l'importance du parenchyme.

En 1826, la Faculté de médecine de Tübingen proposa un prix pour le meilleur mémoire sur les plantes grimpantes; deux ouvrages furent couronnés : ceux de PALM et de MOHL.

On sait que PALM a surtout présenté une compilation de faits déjà connus et que son œuvre a été peu appréciée par la suite, tandis que MOHL, alors âgé de 22 ans, commençait avec ce travail, considéré comme magistral, une brillante carrière scientifique. Ces deux publications laissent encore dans l'ombre la question des mouvements révolutifs mais apportent bien des éléments nouveaux. MOHL qui décrit le thigmotropisme des vrilles, le généralise à tort aux tiges volubiles chez lesquelles ce serait (avec la torsion) la cause de l'enroulement; à la suite de DUTROCHET, il attribue le rôle moteur au parenchyme et non au bois. Enfin, il nie l'influence du mouvement du soleil (idée qui était alors répandue, selon SACHS (1892), parmi les successeurs de GREW) ainsi que la recherche du

support (hypothèse en cours, selon SACHS, depuis CÉSALPIN, quoique jamais enseignée explicitement). PALM eut le mérite de considérer l'enroulement comme une conséquence des mouvements spontanés de l'apex et non comme une conséquence du thigmotropisme.

En 1837, DUTROCHET considéra l'enroulement comme une conséquence de la torsion. Mais, vers 1840, il fit des observations précises de mouvements révolutifs : il montra que l'enroulement est lié à ce qu'il a appelé la « *nutation révolutive* » et proposa une hypothèse pour ramener la circumnutation à un mécanisme physico-chimique, phénomène d'antagonisme oscillant entre l'endosmose implétive du tissu cellulaire et l'implétion d'oxygène du tissu fibreux. La lumière intervenait dans le phénomène de l'enroulement en excitant ou en inhibant la croissance de l'une ou l'autre face (voir chapitre 11). LÉON en 1858 apporta des critiques à cette théorie. L'idée que la courbure d'une tige volubile dépend d'une croissance inégale des diverses faces a été suggérée à plusieurs reprises selon LÉON notamment par DE CANDOLLE (1877) qui montrait que la croissance est ralentie sur la face concave dans une tige qui s'enroule et par RASPAIL (1837) qui établissait une analogie avec certaines fasciations; voir aussi G. DE SAINT-PIERRE (1854).

B) CH. DARWIN : LA GENERALITE DE LA CIRCUMNUTATION

Attiré par le problème des mouvements des plantes grimpantes à la suite du travail d'Asa GRAY (1858) sur le thigmotropisme des vrilles, c'est Ch. DARWIN qui devait montrer (1865-1877 et 1882) que la « *circumnutation* » elle-même suivant le mot qu'il a introduit, est un phénomène de croissance inégale; cet auteur, porté aux vastes généralisations, accumulant les observations sur les mouvements, concluait que les phénomènes de courbure n'étaient tous que des cas particuliers du phénomène beaucoup plus général de la circumnutation : cette dernière conclusion, un peu abstraite, réfutée par WIESNER (1881a), admise sans discussion par d'autres (RUSSEL 1893...) a été longtemps oubliée (voir chap. 10 : ARNAL 1953); apparemment peu féconde en elle-même (puisqu'il ne semble pas que le même déterminisme régisse les mouvements révolutifs et les tropismes ordinaires), elle reflète l'état d'esprit des physiologistes de cette époque qui se passionnaient pour tous ces phénomènes de croissance et de courbure et dont les travaux sont à l'origine de la découverte des auxines. L'ouvrage de DARWIN sur les plantes grimpantes est le deuxième livre capital (après celui de MOHL) publié sur le sujet; il porte sur plus d'une centaine d'espèces, multiplie les remarques sur chacune, signale ou suggère les variations du comportement des tiges volubiles et des vrilles en fonction de leur âge, du milieu de vie, de la saison, de la température et de l'humidité, de la présence ou de l'absence de support, etc.; malgré tous les travaux qui ont été faits par la suite, il reste la base de nos connaissances sur ce sujet.

C) RECHERCHES DIVERSES, EN PARTICULIER SUR LE THIGMOTROPISME

Après la publication des travaux de DARWIN, les recherches sur les plantes grimpantes ont été plus nombreuses que jamais; mentionnons les études anatomiques et morphologiques (WESTERMAIER et AMBRONN, TREUB, SCHENCK, HABERLANDT, A. TRONCHET, etc.) relatées dans le chapitre 2; signalons les nombreuses recherches sur le mécanisme de l'enroulement des vrilles et le thigmotropisme et notamment (après Asa GRAY 1858), C. DE CANDOLLE (1877) sur l'inversion du sens des spires dans les vrilles accrochées à un tuteur par leur extrémité, DE VRIES sur les variations de turgescence qui accompagnent la croissance inégale des vrilles, DUCHARTRE (1886) sur divers caractères de l'enroulement, HOCHREUTINER (1896) sur le thigmotropisme des racines (de *Zanichellia palustris*), DERSCHAU (1893) sur les vrilles-pétioles, MACDOUGAL (1896 a, b et c et 1898) sur l'action prépondérante de la face concave dans la croissance inégale, CORRENS (1896) sur l'influence de facteurs externes, PFEFFER (voir aussi NOLL 1896), FITTING (1902 à 1904) puis STARK (1915 à 1927) sur les lois du thigmotropisme, BOSE et DAS (1919 a) et BOSE (1929), DASTUR et KAPADIA (1931 a) sur la croissance de vrilles excitées mécaniquement, BREMEKAMP (1924) sur le thigmotropisme des racines, BÜNNING (1929) sur certaines thigmonasties, KRAUSE (1936) (voir GUTTENBERG 1938) sur le mécanisme physiologique du thigmotropisme, UMRATH (1929-1937) sur l'effet d'excitations électriques sur les vrilles de *Vitis*, LAIBACH (1933), BORESCH (1938) (voir GUTTENBERG 1939), puis NYSTERAKIS (1949...) (voir aussi BERDUCOU) sur l'action de l'hétéroauxine sur les vrilles, etc.; mentionnons aussi l'étude de SCHRANK (1944-1950) sur les phénomènes électriques qui accompagnent les excitations mécaniques (1). Une mise au point récente de ces questions vient d'être faite par E. BÜNNING; voir également chapitre 2, § E.

DE VRIES dont certains travaux se rapportent aussi aux tiges volubiles cherchait à placer la question sur le terrain de la cytophysiologie : nous verrons que cette voie où il avait été précédé par SACHS selon C. DARWIN (1880) a été peu suivie (voir toutefois J. CHALON 1868, LECLERC DU SABLON 1887).

Enfin, SACHS (1882), DETMER, CZAPEK (1909), KOHL et d'autres auteurs ont étudié l' « *enroulement libre* » (« freie Windung »). Cet enroulement se caractérise par une forme de tire-bouchon qu'affectent les extrémités de certaines tiges volubiles, particulièrement à la fin de leur développement. Souvent lié, d'après nos observations, à la torsion de la tige sur son axe et à l'élongation prédominante d'une zone anatomique longitudinale, ce phénomène donne l'*impression* d'un enroulement autour d'un support qu'on aurait ensuite retiré; il permet à SACHS de critiquer (artificiellement, croyons-nous) SCHWENDENER pour qui la nutation à elle *seule* ne peut pas se traduire par des enroulements persistants. C'est là une manifestation fréquente du vieillissement des tiges volubiles; dans plusieurs chapitres nous aurons l'occasion d'indiquer nos observations sur ce phénomène.

D) CIRCUMNUTATION ET INFLUENCE DU MILIEU : GEOTROPISME LATERAL

La voie ouverte par DARWIN devait être féconde. On a essayé à sa suite de montrer que le phénomène de la circumnutation ou des mouvements en spirale ne se limite pas aux tiges volubiles mais affecte par exemple des Amibes (SCHAEFFER), des Algues (HOFMEISTER 1874, KOLKWITZ 1896, PHILLIPS 1904, CASTLE 1926, BURKHOLDER 1934, TOMAN 1955, etc.), des Champi-

(1) Nous n'avons pas pu consulter le travail de A. CHATIN sur le thigmotropisme.

gnons (WORTMANN 1881, F. DARWIN 1881, etc.), certains organes des *Avena* (SPERLICH 1915), des *Alisma* (MÜLLER 1870), des *Aponogeton* (RIEDE 1921), des *Mesembryanthemum* (BRENNER 1900), les racines (BOLZ 1927), etc. ASKENASY (1890) considère la circumnutation comme une gêne pour les mesures de croissance.

Mais on a surtout cherché à élucider le mécanisme du mouvement révolutif. L'influence de la pesanteur sur la circumnutation a été discutée avec passion; il s'agissait de savoir si le mouvement était « autonome » ou géotropique. On trouvera dans le chapitre 6 un aperçu des travaux sur la théorie du « géotropisme latéral » : disons simplement ici que cette théorie apparaît un peu, par certains côtés, comme une explication à priori bien qu'elle rende compte de quelques phénomènes intéressants et bien qu'elle ait suscité des discussions fécondes et des travaux essentiels (BREMEKAMP 1912, TEODORESCO 1925 a et b, RAWITSCHER, KONING 1933, etc. cités dans le chapitre 6).

L'influence de la lumière et d'autres facteurs du milieu a été étudiée par FRITZSCHE (1899) dans sa thèse, par NEWCOMBE et par TEODORESCO (voir chapitre 6), etc.

Cette série de travaux n'a guère apporté de précisions sur les caractères du mouvement lui-même; elle n'a pas davantage « résolu » le problème de la circumnutation, mais elle a contribué à délimiter ce problème, à montrer dans quelle mesure il s'agit d'un phénomène autonome, lié à la croissance et influencé par tel ou tel facteur.

Il faudrait pouvoir s'étendre ici sur les *nutations ondulantes* étudiées notamment par WIESNER (1878, 1881 b), par DETMER et par RIMMER (1884).

E) LES PROGRES DANS LA CONNAISSANCE DES RYTHMES ENDOGENES

La circumnutation, phénomène spontané et rythmé, est sans doute à rapprocher de la question essentielle dans la physiologie végétale actuelle, des rythmes endogènes, question sur laquelle nous reviendrons (chapitre 12). Les mouvements diurnes des feuilles ou des pièces florales et les phénomènes apparemment connexes des rythmes endogènes et du photopériodisme ont fait l'objet de travaux extrêmement nombreux; citons, parmi beaucoup d'autres, les observations de SACHS (1857) et de ROYER (1869), les recherches fondamentales de PFEFFER (1875), les travaux de C. KRAUS (1879), A. HANSGIRG (1890), A. RODRIGUE (1894), STOPPEL, STALFELT (1921), BROUWER (1926), MÖLLER, GUTTENBERG (1929) et KLEINHOONTE (1932), les données expérimentales et théoriques essentielles de E. BÜNNING, ainsi que les apports de FLÜGEL (1949), EHRENBERG (1950), FERRI (1951), BÜNSOW (1953), HOLDSWORTH (1956), VARDAR, etc. Il résulte de ces études que les mouvements « spontanés » ou « induits » de veille et de sommeil peuvent se maintenir en conditions uniformes (ce qui prouve que la plante possède en elle-même, un mécanisme régulateur), que ces mouvements traduisent des variations de la turgescence et du pH cellulaire des tissus et que les faces dorsale et ventrale des organes en question présentent des sensibilités différentes à l'hétéroauxine. Les très importants travaux ainsi suscités par les phénomènes des rythmes endogènes ne semblent pas avoir été accompagnés d'études comparables de la physiologie de la circumnutation. L'analogie entre la morphologie des mouvements « endogènes » des feuilles et des vrilles laisse pourtant présumer une analogie dans leur mécanisme physiologique : il pourrait y avoir là des méthodes d'investigation valables pour l'étude des mouvements révolutifs.

La théorie de GRADMANN dont nous allons maintenant parler peut cependant être considérée comme reposant partiellement, du point de vue de la morphologie du mouvement, sur la notion de rythme endogène.

F) LA THEORIE DE L'HYPERCOURBURE

La théorie de l'hypercourbure (« Ueberkrümmungstheorie ») est la troisième grande théorie des mouvements révolutifs, après celle de l'*autonomie* (attribuée à DARWIN) et celle du *géotropisme latéral*; SACHS en 1873 (selon ROTHERT 1894) fit les premières découvertes sur l'hypercourbure; mais c'est GRADMANN qui appliqua cette notion aux organes en mouvement révolutif. La théorie de cet auteur consiste à admettre que, chez ces organes extrêmement sensibles, une excitation (pesanteur, lumière, etc.) produit une courbure dans un sens, courbure qui, elle-même, provoque une excitation plus grande que la première, suivie d'une courbure de contre-réaction plus grande dans l'autre sens, et ainsi de suite jusqu'à ce que se réalise un certain équilibre sous la forme d'une trajectoire d'amplitude à peu près constante. Selon GRADMANN, la théorie du géotropisme latéral ne vaut que pour les plantes à sens constant et celle de l'hypercourbure pour les autres (vrilles notamment).

L'alternance des phases d'accélération et de ralentissement, deux fois par révolution, chez les vrilles, alternance que ne connaissait pas GRADMANN, semble en accord avec cette théorie qui ramène la nutation révolutive des vrilles à un mouvement pendulaire; chez les tiges volubiles, l'hypercourbure ne paraît pas être le facteur essentiel du mouvement, puisqu'elle ne peut pas rendre compte de la constance du sens de la révolution, mais il n'est pas impossible qu'elle participe à sa régulation en particulier dans le cas où la vitesse présente deux maximums par période. GRADMANN a exposé sa théorie et même ses changements d'opinion dans une série de travaux expérimentaux et théoriques souvent du plus haut intérêt et accueillis avec faveur. Assez brusquement, l'auteur a arrêté ses recherches dans ce domaine : c'était l'époque où l'étude des substances de croissance devenait la préoccupation essentielle dans la physiologie des mouvements; il pouvait paraître difficile d'étudier les phénomènes auxiniques dans les vrilles. GRADMANN put cependant préciser le gradient longitudinal de la répartition de l'auxine libre dans les tiges volubiles, mais certains travaux (1930-1931) qu'il publia sur la théorie générale des tropismes le mirent en conflit avec les pionniers de la nouvelle physiologie (CHOLODNY notamment) et, pour l'une ou l'autre de ces raisons, il ne publia plus rien : les mouvements de circumnutation quittèrent alors le domaine des recherches d'actualité.

G) NOUVELLES ETUDES DE LA MORPHOLOGIE DES MOUVEMENTS REVOLUTIFS

En 1942, A. TRONCHET remettait à l'ordre du jour l'observation même des mouvements révolutifs en dehors de toute considération théorique sur le mécanisme de la circumnutation. En effet, après avoir étudié (voir chapitre 2) l'anatomie physiologique des vrilles (à la suite notamment de HABERLANDT) et après

avoir observé les propriétés optiques des ponctuations tactiles, cet auteur voulait chercher si ces propriétés optiques ne correspondaient pas à un rôle très précis des ponctuations : mais avant d'étudier le comportement des vrilles en présence de tuteurs et avant de rechercher s'il n'existait pas là un tropisme d'un genre nouveau, il convenait d'analyser en détail le mouvement normal. Les techniques d'étude des mouvements étaient jusqu'alors imparfaites et on ne connaissait pas les caractères de la nutation révolutive dans l'espace : aussi, A. TRONCHET commença-t-il par proposer deux méthodes que nous décrivons plus bas grâce auxquelles l'étude de nombreux mouvements révolutifs a pu être entreprise (A. et J. TRONCHET, A. QUANTIN, E. CRINQUAND, L. BAILLAUD, Y. COURTOT). La morphologie même du mouvement dont la connaissance avait peu progressé depuis DARWIN a été envisagée, étudiée et analysée; la vitesse du déplacement dans l'espace de l'apex des tiges volubiles et des vrilles a pu être déterminée, ses variations de hauteur ont pu être suivies; la notion de « rayon efficient » a été introduite : ce « rayon » qui représente la distance entre l'apex et la base d'un organe mobile est fonction de l'intensité du phénomène physiologique de courbure et caractérise, au point de vue écologique, l'efficacité du mouvement d'exploration. Le mouvement révolutif, qu'on connaissait dans sa *trajectoire* (sens et amplitude) et sa *période*, a pu ainsi être analysé aux points de vue de la *vitesse*, de la *cote de hauteur* et du *rayon efficient;* l'introduction de ces trois notions nouvelles a été féconde et a permis de mettre en évidence des lois méconnues du mouvement révolutif; ainsi, chez les vrilles, une révolution se manfeste en général par la succession de 4 phases que nous pouvons schématiser de la façon suivante :

	1	2	3	4
vitesse :	maximum accélération	ralentissement minimum	maximum accélération	ralentissement minimum
cote de hauteur :	maximum augmentation	diminution minimum	maximum augmentation	diminution minimum
rayon efficient :	maximum augmentation	diminution minimum	maximum augmentation	diminution minimum
courbure :	minimum diminution	augmentation maximum	minimum diminution	augmentation maximum

Nous verrons plus loin dans quelle mesure cette règle est constante pour les vrilles et comment se comportent les tiges volubiles à cet égard.

D'autres notions ont été introduites par A. et J. TRONCHET (1947) mais leur importance nous paraît moindre : le *point d'infléchissement maximal* est le point de la trajectoire où la cote de hauteur est minimale; le *plan d'infléchissement maximal*, chez les vrilles, est défini par la base de la vrille et par les deux points d'infléchissement maximal d'une révolution; la *trace horizontale du plan d'infléchissement* est la ligne d'intersection du plan d'infléchissement maximal et du plan horizontal passant par la base de la vrille; l'*angle d'infléchissement* est l'angle dièdre formé par le plan d'inflé-

chissement maximal et par un plan horizontal; la *ligne d'infléchissement maximal* ou ligne des minimums de hauteur relie les deux points d'infléchissement maximal; ces notions permettent de caractériser avec précision l'orientation du mouvement révolutif; nous pensons qu'on peut aussi bien les appliquer au cas où il n'y a qu'un maximum et un minimum de cote de hauteur par révolution, en considérant alors ces deux points extrêmes. A. et J. TRONCHET ont également envisagé les variations du rapport de la cote de hauteur au rayon (exprimant l'inclinaison du rayon efficient sur l'horizontale) et du rapport de la vitesse au rayon (vitesse « pour un rayon effectif égal à un », que nous considérons surtout comme une façon d'exprimer la vitesse angulaire). Les travaux de A. TRONCHET et de son école (A. QUANTIN, Mme J. TRONCHET, Mlles COURTOT et CRINQUAND, etc.) ont été suivis par des études variées de Mme J. TRONCHET sur le développement et les tropismes des plantules de Cuscute, à rapprocher par ailleurs des recherches de H. ZIETZ (voir chapitre 6) et de BÜNNING et KAUTT (chap. 1, § VII).

En ce qui concerne la circumnutation des tiges volubiles, peu d'espèces ont été étudiées : *Convolvulus sepium*, *Cuscuta gronovii*, *Polygonum baldschuanicum* (A. et J. TRONCHET), *Mandevillea suaveolens* (Y. COURTOT) et quelques-unes (*Ipomaea quamoclit*, *Dioscorea batatas*, *Phaseolus multiflorus*, etc.) dont nous avons résumé nous-même quelques observations (1952). Nous revenons plus loin (chap. 4) sur nos propres résultats; pour les autres, rappelons qu'ils montrent une certaine variabilité des caractères du mouvement (vitesse, cote de hauteur et rayon efficient : *Cuscuta*) et qu'ils ont permis d'observer chez le *Mandevillea* d'intéressantes particularités de la croissance (cf. chapitre 12); rappelons surtout les faits suivants :

1) la trajectoire est en général plus ou moins elliptique, vue en projection horizontale, et n'est jamais centrée sur la verticale passant par le point d'immobilisation de la tige (elle est parfois très excentrique : J. TRONCHET 1953).

2) la trajectoire, vue dans l'espace, n'est jamais rigoureusement hélicoïdale (J. TRONCHET 1954 d); elle est généralement inclinée sur l'horizontale (ce qui se traduit par des variations de la cote de hauteur de l'apex au cours de la révolution).

3) le rayon efficient varie, pendant le mouvement, de diverses manières (A. et J. TRONCHET 1950 b, Y. COURTOT 1953) :

a) les variations du rayon efficient sont très voisines de celles de sa composante horizontale; les graphiques publiés pour la description de ce cas concernaient des tiges de Cuscute qui nutaient autour d'une position moyenne située à peu près dans le plan horizontal passant par le point d'origine des mesures; la trajectoire était très inclinée, la cote de hauteur (composante verticale du rayon efficient) était faible par rapport à la composante horizontale (« 1er cas »).

b) les variations du rayon efficient sont très proches de celles de sa composante verticale, la cote de hauteur; les graphiques publiés concernaient des tiges qui nutaient autour d'une position moyenne dressée, la cote de hauteur étant plus grande que la projection horizontale du rayon efficient (« 2^{e} cas »).

c) (cas intermédiaire) les valeurs du rayon efficient culminent alternativement au-dessus des maximums de chacune de ses deux composantes horizontale et verticale; ce cas a été observé en particulier chez une tige dont l'extrémité décrivait une trajectoire inclinée d'environ 45° sur l'horizontale, les deux composantes ayant à peu près la même valeur moyenne (« 3^{e} cas »).

Ces trois types de mouvement révolutif se distinguent d'après les variations du rayon efficient; il convient de souligner que dans le cas des tiges volubiles

(à la différence des vrilles) on ne sait pas dans quelle mesure est arbitraire le choix du point d'immobilisation et par suite la valeur du rayon efficient; d'autre part, les relations entre les variations du rayon et celles de sa composante horizontale ou verticale dépendent de l'inclinaison que l'expérimentateur fait subir à la plante. Comme enfin ces caractères ne sont pas constants dans le mouvement d'une même tige, nous nous permettons de considérer que ces distinctions ne se rapportent pas à trois types fondamentaux de comportement physiologique des tiges volubiles mais plutôt au comportement de ces tiges dans trois types de conditions expérimentales entre lesquels tous les intermédiaires peuvent être réalisés.

4) la vitesse linéaire de l'apex est très variable; chez le *Mandevillea suaveolens*, la vitesse moyenne par période varie avec l'âge de la tige (elle augmente puis diminue); la vitesse linéaire mesurée d'après des intervalles de 5 minutes varie chez cette plante entre 3 et 99 microns par seconde. Les variations de la vitesse au cours de la révolution ont conduit aux remarques suivantes :

Convolvulus sepium : dans un cas, un maximum de vitesse au moment du maximum de hauteur et du minimum de rayon; dans les autres cas, variations irrégulières.

Cuscuta gronovii : les oscillations de la vitesse ne paraissent pas pouvoir être ramenées à une règle définie.

Mandevillea suaveolens : concordance très fréquente entre les maximums de la vitesse et de la cote de hauteur (coïncidences moins précises pour les minimums de ces deux grandeurs); ces concordances sont plus souvent observées chez les jeunes pousses que chez les tiges âgées.

H) CONCLUSION : LA CIRCUMNUTATION ET LES PROGRES DE LA PHYSIOLOGIE DE LA CROISSANCE

Nous résumerons l'historique qui précède en rappelant que le problème du mouvement des plantes grimpantes a d'abord été posé en termes scientifiques par KNIGHT, MOHL (qui les considéraient comme des thigmotropismes) et DUTROCHET qui cherchait déjà à en expliquer le mécanisme physico-chimique; puis DARWIN, qui admettait l'*autonomie* du mouvement, montra la généralité du phénomène et attira l'attention des chercheurs sur ce sujet; la question du thigmotropisme a alors été envisagée séparément de celle de la circumnutation; cette dernière a été marquée par les théories du *géotropisme latéral* puis de l'*hypercourbure* tandis que de nouveau l'étude morphologique du phénomène était remise en chantier.

Pendant ce temps, la physiologie de la croissance normale et des tropismes simples est devenue un champ de recherches infiniment plus fécondes que celle de la circumnutation; par souci d'efficacité, la plupart des physiologistes ont délibérément négligé les mouvements révolutifs dont le problème du déterminisme a pu être considéré comme actuellement insoluble; il en résulte que notre connaissance de ces mouvements reste du domaine d'une physiologie qui apparaît maintenant, par contraste, purement descriptive. Comme le remarque ARNAL, de nombreux ouvrages récents de physiologie végétale ne font même plus mention

de ces problèmes; il ne faut pas s'en étonner : bien d'autres phénomènes de la biologie végétale, actuellement connus ou étudiés sous leur seul aspect morphologique, réservent aux physiologistes à venir la découverte de leur mécanisme.

Pour combler cette lacune, GRADMANN, SALAGEANU et ARNAL (voir chapitres 10 et 12) ont fait, ces dernières années, des efforts pour aborder le problème de la nutation révolutive au point de vue des substances de croissance. On trouvera plus loin un exposé de leurs résultats qui sont encore loin de mener à une conclusion définitive, surtout pour les tiges volubiles, mais qui ont le mérite de présenter le problème de la circumnutation dans les termes de la physiologie moderne.

III. — ESSAI DE CLASSIFICATION DES MOUVEMENTS DES PLANTES GRIMPANTES PARMI LES DIVERS TYPES DE MOUVEMENTS DES VEGETAUX

Les mouvements des plantes, un des caractères de la vie qui ont permis à certains (BAILLON 1856 et 1888 a et b, BOSE 1918 a et b) d'insister sur l'analogie entre les plantes et les animaux, sont des plus variés aussi bien dans leur mécanisme que dans leurs manifestations; ils vont des mouvements hygronastiques des feuilles vivantes (FUKUDA 1932 par ex.) aux mouvements d'origine purement mécanique d'ouverture ou de torsion de certains fruits (cf. chapitres 11 et 14), des mouvements dus aux secousses (chapitre 7) à ceux régis par un rythme endogène (chapitre 12) ou simplement aux mouvements spontanés des organes floraux (C. MORREN de 1837 à 1843, GRIS 1868, CARLET 1873, HECKEL de 1874 à 1876, GAD 1880, BURNS 1900, MASSART 1902, MILBRAED 1908, WILDEMAN de 1938 à 1940, etc.). La multiplicité de ces types de mouvements, montrée par tous les auteurs de traités de Botanique et par de nombreux articles ou mémoires (JANSE 1927, LEREDDE 1955, etc.) a obligé à les classer selon des ordres à la fois didactiques et conformes à l'état de la science.

Nous croyons utile ici de situer les mouvements des plantes grimpantes par rapport aux autres mouvements des végétaux en proposant pour ceux-ci la classification suivante en grande partie inspirée de WIESNER (1881 b), de TRÖNDLE (1912), de METZNER (1931), de DE GROOT (1938), de BOYSEN-JENSEN (1939), de E. BÜNNING (1953) et de M. THOMAS (1956).

A. Organismes, organes ou organites mobiles (microorganismes libres capables de mouvements d'ensemble, zoospores, gamètes, plastes, chromosomes, etc.). Dans la mesure où les mouvements ne sont pas autonomes (comme la cyclose, voir par exemple MARTENS 1940 a) mais dirigés consécutivement à un stimulus extérieur, ils entrent dans le cadre des taxies ou tactismes tels que : phototaxie des chloroplastes, géotaxie des amyloplastes, chimiotaxie des gamètes, etc. Rythme endogène éventuel (« induit », ou du moins susceptible de se synchroniser avec le rythme naturel des fluctuations du milieu extérieur).

B. Organes fixés.

1) mouvements autonomes (THOMAS) = endonomes (DE GROOT) liés à un stimulus interne.
   a) mouvements rectilignes : la croissance normale elle-même.
   b) mouvements de courbure
   — par variation de turgescence, liée ou non à des variations de croissance; ils sont animés ou non de rythmes endogènes autonomes : ce sont par exemple

les *mouvements révolutifs de variation* (vrilles d'*Urvillea*) ou plus généralement les *mouvements révolutifs de croissance*, si on considère comme autonome la circumnutation des tiges volubiles et des vrilles; ce sont aussi, s'ils ne sont pas directement provoqués par des variations de milieu, les mouvements des stomates, des feuilles, des folioles de *Desmodium* ainsi que les mouvements explosifs de l'*Ecbalium elaterium*.

— par contraction du cytoplasme : mouvement des flagelles.

— par rétraction des membranes (mouvements de cohésion) : tissus mécaniques des anthères, des sporanges de fougères ou des *Equisetum*.

— par variation d'imbibition des membranes : déhiscence de fruits capsuloïdes, mouvements du péristome des Mousses, etc. (cf. BÜNNING 1953).

2) mouvements paratoniques (consécutifs à un stimulus externe).

a) mouvements dont la direction est définie par la structure de la plante = nasties. Ils sont liés à des variations de turgescence et parfois de croissance.

— sans rythme interne : haptonastie des *Drosera*, seismonastie de certaines étamines, hydronastie de certaines feuilles, géonasties (épi- ou hyponasties) de certaines tiges, chimionasties ou thermonasties des vrilles (CORRENS), électronastie des vrilles (ZELTNER 1932), etc.

— avec rythme endogène induit par (ou susceptible de se synchroniser avec) le stimulus externe : le mouvement périodique se maintient en conditions uniformes (un rapprochement s'établit évidemment entre ces mouvements à rythme endogène et ceux à rythme autonome). Ce sont, dans de nombreux cas, les mouvements nyctinastiques de veille et de sommeil. On pourrait citer ici la « géocyclonastie » (voir chapitre 6) des tiges volubiles si on admet que la circumnutation est un phénomène autonome qui ne se produit que dans certaines conditions liées à la pesanteur.

b) mouvements de croissance dirigés par l'agent excitant = *tropismes*. Parmi le très grand nombre des tropismes connus (photo-, géo-, thermo-, hydro-, thigmo-, électro-, chimio-, etc.) nous citerons seulement ici le *thigmotropisme* des vrilles et de quelques tiges volubiles, le phototropisme positif et le géotropisme négatif de certaines régions des tiges volubiles, le *chimiotropisme* des tiges de *Cuscuta*, ainsi que leur *hydrotropisme* positif récemment découvert, l'influence attractive du *tuteur* sur les vrilles et la Cuscute, le *géotropisme* latéral des tiges volubiles selon certaines conceptions. Nous ferons une place à part aux tropismes doués de contre-réaction, suivis d'oscillations de rythme spontané qui se manifestent notamment, selon GRADMANN, par les hypercourbures des vrilles ou de certaines tiges volubiles (hypercourbures phototropiques du *Bowiea volubilis*, etc.).

On a longtemps pu croire que les mouvements des plantes pouvaient être classés simplement en catégories bien délimitées. Nous venons de voir qu'il n'en est rien. L'interaction des phénomènes de turgescence et de croissance, les intermédiaires entre les rythmes exogènes, les contre-réactions oscillantes, les rythmes endogènes induits et les rythmes autonomes, donnent à ce problème une apparence de confusion. Aussi notre schéma de classification des mouvements est-il destiné davantage à montrer la complexité de ces questions qu'à en dresser un tableau de clarté illusoire. Mais surtout, cette récapitulation nous a permis de voir qu'on ne peut guère fixer aux mouvements des plantes grimpantes une place unique bien définie dans les vastes chapitres de la physiologie du développement qui traitent des mouvements.

IV. — METHODES D'OBSERVATION DU MOUVEMENT DES TIGES VOLUBILES

Les auteurs qui ont examiné les mouvements de circumnutation ont utilisé diverses méthodes dont nous allons succinctement passer les principales en revue.

Les premières études précises, comme celles de PALM ou de VON MOHL, reposaient sur une simple observation de la plante, sans dispositif particulier. Elles ne pouvaient donner que des résultats qualitatifs très imparfaits. Divers procédés ont été employés par la suite : projections sur une vitre, dessins à la chambre claire, photographie, cinématographie et appareils plus compliqués destinés à mesurer la torsion ou la nutation.

A) L'EMPLOI DE LA VITRE PAR DARWIN

Dans son ouvrage sur « *la Faculté motrice dans les plantes* » DARWIN analyse des mouvements de très faible amplitude observés par la méthode suivante : fixer un fil de verre très fin, de quelques mm de longueur, à l'extrémité de l'organe étudié, avec de la gomme laque; fondre une gouttelette de cire à cacheter noire sur ce fil; un fragment de carton marqué d'un point noir est placé en arrière; une vitre horizontale est posée au-dessus (éventuellement verticale posée à côté) de l'ensemble; l'observateur met alors son œil dans l'alignement du point noir du carton et de la goutte de cire et marque, à l'encre de Chine, le point de la vitre qui est dans cet alignement. Lorsque l'organe étudié effectue un mouvement la série des points marqués sur la vitre donne une image très amplifiée (une quinzaine de fois) de la trajectoire.

Une autre méthode était employée par DARWIN lorsqu'une grande amplification n'était pas nécessaire; elle consistait à placer un fil de verre comme précédemment et, aux deux extrémités de ce fil, deux petits triangles de papier : une vitre était posée au-dessus et l'observateur y marquait un point aligné aux sommets des deux triangles.

Ces deux méthodes ont permis à DARWIN de découvrir et d'observer un grand nombre de mouvements de circumnutation (mais il ne semble pas les avoir employées pour les tiges volubiles dont d'ailleurs il ne donne pas de diagrammes de mouvement) ; la pose d'un fil de verre pouvait très légèrement modifier le mouvement de la plante mais c'est surtout le procédé d'inscription qui a été critiqué (WIESNER 1881 a) pour les déformations qu'il impliquait.

B) LA METHODE DES PROJECTIONS ORTHOGONALES DE WIESNER

La méthode préconisée par WIESNER dans son étude critique sur l'ouvrage de DARWIN consiste à placer deux vitres horizontales au-dessus de la plante, à disposer entre elles un dioptre muni de deux fils croisés et à inscrire la trajectoire non amplifiée sur la vitre supérieure. Lorsque le mouvement était trop faible, il l'observait directement au microscope.

C) LA METHODE DES PROJECTIONS SUR LE PLAN INFERIEUR

TEODORESCO (1925 a), dans certaines observations de tiges volubiles, se contentait de placer une feuille de papier sous la plante et, avec une équerre verticale, de marquer

sur cette feuille la projection de l'apex étudié; ce procédé donne directement la projection orthogonale de la trajectoire et la hauteur de l'apex.

D) METHODE DES PROJECTIONS ORTHOGONALES DE GRADMANN

GRADMANN plaçait une vitre au-dessus de l'organe mobile et mettait son œil exactement au-dessus de l'apex, de manière à lui superposer l'image de sa pupille; dans l'alignement précis, il marquait sur la vitre les points de la trajectoire. La position dans l'espace peut être repérée grâce à l'emploi de deux plaques de verre, l'une horizontale, l'autre verticale : le même observateur ne peut faire simultanément les deux mesures nécessaires.

E) METHODE DES PROJECTIONS ORTHOGONALES DE A. TRONCHET (1942)

Cette méthode a été souvent employée et elle est à la base de nos propres observations; son intérêt est de permettre à l'observateur de repérer à peu près simultanément la position de la plante dans les trois dimensions de l'espace. On place la plante sous une vitre horizontale; on dispose d'une équerre graduée maintenue verticale sur un socle; on met, par visée, le bord de l'équerre dans la verticale du point mobile M étudié; on note sur la vitre la position de l'équerre, qui indique la projection horizontale du point M, et, en se plaçant latéralement on voit M coïncider avec l'image réfléchie de l'équerre sur laquelle on mesure la distance de M à la vitre. Les mesures sont facilitées si on éclaire convenablement et simultanément la plante et l'équerre. On numérote les points obtenus et on établit un tableau des variations de hauteur au cours de la succession des mesures. On note de la même manière la position de la base immobile de l'organe étudié.

Il est bon de prendre certaines précautions dans ces observations; ainsi les points marqués sur la vitre à l'encre de Chine doivent être aussi petits que possible. Il est utile d'enlever un petit fragment de l'équerre (dans l'angle droit) de façon à pouvoir inscrire le point juste dans la ligne verticale qui convient.

La mesure des hauteurs demande quelques commentaires. Ce qu'on mesure n'est pas exactement la distance du point mobile à la face supérieure de la vitre, à cause du rapprochement de l'image que produit la vitre. Ce rapprochement, $d \quad e\,(n\text{-}1)$, e désignant l'épaisseur du verre et n son indice de réfraction, est indépendant de l'angle de visée et de la hauteur (si ce n'est que e, l'épaisseur de la vitre, varie en fonction de l'angle de visée); il intervient donc très peu; la visée par réflexion peut, par contre, conduire à une erreur à cause des deux images que réfléchissent les deux faces de la vitre : on doit s'efforcer de repérer toujours l'image la plus haute et la plus nette. Enfin, on doit veiller à utiliser une vitre très plate et bien maintenue pour que son élasticité, sous l'effet du poids de l'équerre, ne lui permette pas de se déformer; en effet, lorsque la hauteur à mesurer est grande, il y a intérêt à opérer la visée en s'éloignant largement; à ce moment, les rayons lumineux considérés traversent la vitre ou s'y réfléchissent à une distance appréciable de l'équerre, une vingtaine de cm par exemple; les

défauts de la vitre deviennent alors très sensibles et des erreurs peuvent se produire si la surface de la vitre au point traversé par les rayons n'est pas rigoureusement dans le même plan horizontal que la base de l'équerre.

De toute façon, certaines causes d'erreur sont inévitables (un apex de tige n'est pas ponctiforme et il est difficile d'observer avec certitude toujours exactement le même point de la tige) ; la mesure des hauteurs est moins rigoureuse que celle des projections horizontales et ne saurait dépasser une précision de l'ordre du millimètre.

Après l'expérience, on reproduit, sur un papier, la projection horizontale de la trajectoire dessinée sur la vitre; on place un papier calque sur la vitre qu'on éclaire exclusivement par dessous et le décalque est alors très facile à faire sans erreur si l'éclairage est bien vertical et si la feuille est régulièrement appuyée sur la vitre.

Connaissant la projection horizontale du mouvement et les variations de la distance de l'apex à la vitre, il reste à déterminer.

1) les variations de la cote de hauteur : ce sont les variations de la différence entre la distance de la vitre à l'apex et la distance de la vitre à la base immobile de l'organe.

2) les variations du « rayon efficient » : celui-ci est égal à la distance entre l'apex et la base immobile de l'organe, c'est-à-dire à l'hypoténuse d'un triangle rectangle dont l'un des côtés est égal à la cote de hauteur de l'apex et l'autre à la distance entre les projections orthogonales de la base et de l'apex. De nombreux calculs ont été facilités par l'emploi de la « table des carrés » de BARLOW. Nous verrons les simplifications qu'on peut apporter à ce travail.

3) les variations de la vitesse : on les déduit, de la même façon, des variations de la cote de hauteur et de la projection orthogonale du déplacement dans l'unité de temps.

Toutes ces opérations peuvent être facilitées par les méthodes graphiques suivantes :

1) *cote de hauteur.* — Au lieu d'effectuer d'innombrables soustractions, il est plus simple de représenter graphiquement les variations de la distance de l'apex à la vitre en fonction du temps (selon les mesures faites au cours des observations) sur un papier millimétré, *en-dessous* d'un axe d'abscisses préalablement tracé, puis de déplacer l'axe des abscisses d'une distance égale à la distance de la vitre à la base. La courbe des variations de la cote de hauteur est alors tracée.

2) *rayon efficient.* — On place les deux pointes d'un compas à pointes sèches sur les points du calque qui représentent les projections O et S' de la base et d'une position donnée de l'apex; on reporte le compas sur le papier millimétré, les deux pointes sur un axe parallèle à celui des abscisses, l'une d'elles au point H correspondant à la cote de hauteur de la mesure considérée; on fait alors pivoter le compas autour de l'autre pointe immobile B en lui donnant l'ouverture égale à la distance de B au point A de l'axe des abscisses représentant la mesure envisagée; BA est alors égal au rayon efficient et on reporte sa mesure directement sur le papier millimétré, dans l'alignement de AH en faisant pivoter le compas autour de A. On construit ainsi la courbe des variations du rayon efficient sans aucun calcul ni aucune mesure chiffrée autre que celles qui ont été faites pendant l'observation (fig. 15).

3) *vitesse.* — Si les mesures ont été effectuées à intervalles de temps réguliers, on construit le graphique relatif aux variations de vitesse par un procédé semblable au précédent.

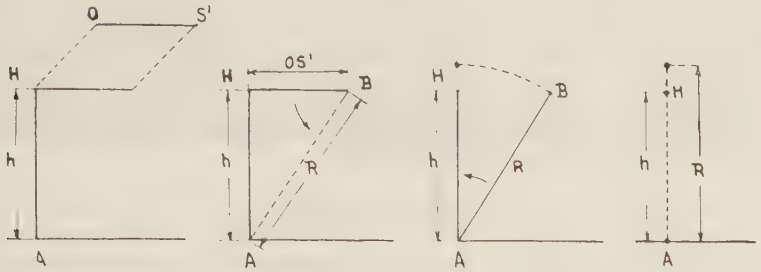


FIG. 15 : Schéma destiné à expliquer un procédé graphique pour la détermination du rayon efficient et de la vitesse.

Ces méthodes graphiques (dont nous avons précédemment résumé le principe en 1952) ont l'avantage d'être très rapides; elles évitent tout risque d'erreur de calculs et elles évitent de mesurer quoi que ce soit sur le calque de la projection orthogonale du mouvement : nous les pensons aussi précises que la méthode des calculs. Des abaques également destinés à faciliter le travail ont été utilisés par A. QUANTIN, puis par A. et J. TRONCHET; un abaque d'un troisième type a été présenté par A. et J. TRONCHET (1953 a) : son principe géométrique présente des analogies avec notre méthode mais la différence essentielle est dans l'emploi de mesures *chiffrées* d'où il découle que les résultats sont eux aussi chiffrés; nous n'avons guère eu à utiliser cet abaque parce que, au contraire, nous nous proposions avant tout la construction et l'étude des graphiques.

F) METHODE DES DEUX CHAMBRES CLAIRES DE A. TRONCHET

Cette méthode décrite par A. TRONCHET (1942) (voir aussi A. et J. TRONCHET 1944, Y. COURTOT 1953, etc.) permet de représenter avec exactitude l'organe mobile dans chaque position considérée, sous deux directions de visée perpendiculaires (verticale et horizontale). Une chambre claire à miroir et à prisme (appareil d'ABBE) est placée horizontalement de façon que son miroir oblique soit au-dessus de la plante; sous son prisme, on dispose une feuille de papier : en regardant à travers le prisme, on effectue le dessin de la plante vue de dessus. Une « chambre claire universelle » est placée latéralement et permet de la même manière de dessiner la plante vue de côté.

G) METHODE PHOTOGRAPHIQUE DE DEWEVRE ET BORDAGE

Toutes les méthodes de mesures que nous avons décrites jusqu'ici reposent sur des procédés visuels : elles sont sujettes d'une part aux erreurs liées à l'ordre de grandeur des mesures, d'autre part à des erreurs accidentelles qui peuvent surtout se produire à la fin de certaines longues expériences. Il n'en est pas de même des méthodes photographiques ou cinématographiques.

Le procédé de DEWÈVRE et BORDAGE (1892) consiste à coller un petit fil de verre à l'extrémité de la plante; ce fil est terminé par une pointe arrondie fondue au chalumeau, qu'on peut enduire de blanc, le reste du fil étant noirci. La plante est alors enfermée dans une caisse obscure, un rayon lumineux frappant la pointe de verre. Deux appareils photographiques sont fixés sur cette caisse, leur ouverture pénétrant à l'intérieur, de manière qu'ils visent la plante : l'obturateur des appareils est ouvert et la trajectoire que décrit la pointe de verre s'inscrit sur les plaques photographiques. Cet appareil ne permet de connaître aucune mesure en fonction du temps. Il présente cependant l'avantage de donner une représentation *continue* de la trajectoire : il a permis à leurs auteurs de réaliser d'intéressantes observations. On peut, par une méthode très analogue, réaliser des vues stéréoscopiques.

H) METHODE CINEMATOGRAPHIQUE

Nous n'entrerons pas dans les détails techniques de l'emploi de cette méthode qui a été souvent utilisée pour l'étude des mouvements révolutifs notamment par GRADMANN, RAWITSCHER, ARNAL et ZIETZ. Ce procédé a permis d'étudier la circumnutation à l'obscurité complète (éclairs d'infra-rouge : ZIETZ).

I) APPAREILS DIVERS

Nous ne ferons que signaler les appareils ingénieux qui ont pu être mis en œuvre pour la connaissance du mouvement des plantes grimpantes. J.C. BOSE a employé son crescographe à l'étude du thigmotropisme des vrilles; HENDRICKS a imaginé un appareil pour mesurer la torsion de tiges en mouvement (cf. chapitres 2, 6 et 11). ARNAL (1955) a utilisé un « nutatiomètre » enregistreur pour l'étude du mouvement révolutif à l'obscurité.

CONCLUSION

Malgré la séduction qu'exercent les procédés impersonnels photographiques, cinématographique ou d'enregistrement, c'est la méthode des projections orthogonales de A. TRONCHET que nous avons utilisée à cause de sa simplicité et parce que, dans la mesure du possible, nous préférions l'observation visuelle directe des plantes. Nous aurons toutefois l'occasion de signaler certaines imperfections de cette méthode.

V. — CONCLUSIONS GENERALES

Alors que le problème des mouvements des plantes grimpantes est difficile à situer de manière simple dans le domaine de la physiologie végétale, la question particulière des nutations révolutives des tiges volubiles apparaît comme assez bien délimitée : il s'agit d'un phénomène de croissance, doué d'une polarité latérale autonome et d'un rythme endogène spontané. L'historique qui précède permet de souligner les lacunes de nos connaissances sur ce phénomène. Le mécanisme physiologique qui régit la circumnutation est inconnu et on ignore tout de sa localisation histologique (mis à part ce que nous en avons déjà dit dans le chapitre 2); les connaissances expérimentales sont éparses et souvent insuffisantes; la morphologie même du mouvement révolutif des tiges volubiles n'est pas connue en détail : ces questions font l'objet des chapitres suivants.

CHAPITRE IV

OBSERVATION DE QUELQUES MOUVEMENTS REVOLUTIFS

I. — INTRODUCTION

Dans ce chapitre et les suivants nous décrirons le mouvement révolutif « d'exploration » libre des espèces que nous avons étudiées. Beaucoup de nos observations se rapportent à des études expérimentales destinées à mettre en évidence l'*influence* de divers facteurs du milieu : nous en rendrons compte en étudiant l'action de ces facteurs. Dans le présent chapitre, en revanche, nous groupons les observations du mouvement spontané. Il s'agit donc ici d'une étude surtout morphologique du mouvement. Nous avons analysé de manière particulièrement détaillée la nutation révolutive d'un *Dioscorea*. Le *Phaseolus multiflorus* nous a donné l'occasion de rechercher l'influence (négligeable d'ailleurs dans ce cas) du détachement de la tige de la plante. Le *Polygonum baldschuanicum* et l'*Ipomaea quamoclit* nous ont permis de comparer le mouvement propre de la région mobile tout entière et de la zone apicale seule. Le *Bowiea volubilis* nous a montré les variations du mouvement selon l'âge des tiges volubiles. La circumnutation d'autres espèces est décrite plus succinctement. Malgré la diversité des points de vue considérés nous avons cru bon de présenter nos observations selon l'ordre de la classification. Pour la plupart des espèces étudiées nous n'avons retenu, parmi nos relevés souvent nombreux, que ceux qui nous ont paru les plus représentatifs.

II. — ETUDE DE QUELQUES CAS PARTICULIERS

Lygodium japonicum.

La fig. 16 représente les mouvements d'une jeune fronde observée à 27°C. En 4 h 30 minutes environ, l'apex parcourait une trajectoire d'un diamètre voisin de 7 cm. La vitesse linéaire est donc très faible (inférieure à 1 mm par minute). La nature foliaire de cet organe volubile pouvait laisser présumer une analogie entre les caractères de ses mouvements et ceux des vrilles (trajectoire allongée,

variations très vives de la vitesse, etc...). Nos observations qui portent sur plus de 41 heures de mouvements révolutifs, paraissent au contraire *rapprocher le cas du Lygodium de celui des tiges volubiles : la trajectoire, très régulière, est presque circulaire; les variations de la vitesse sont d'amplitude relativement faible* (ne dépassant pas le rapport de 1 à 2) *et chaque période semble ne correspondre qu'à un maximum et à un minimum de la cote de hauteur, du rayon et de la vitesse.* Cependant, *nous n'avons pas pu mettre en évidence de relation nette entre les valeurs extrêmes de ces trois grandeurs* pas plus qu'entre la position de ces valeurs extrêmes sur la trajectoire et la structure anatomique de l'organe ni

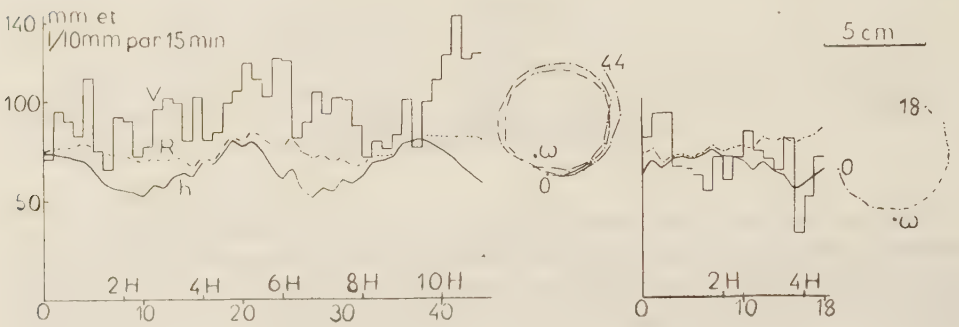


Fig. 16 : *Lygodium japonicum*. Deux observations de la circumnutation de la fronde. Même échelle dans les deux cas. Lumière diffuse.

l'orientation par rapport à la lumière. Ajoutons que, suivant les frondes considérées, nous avons pu observer des mouvements en sens positif et en sens négatif, et que la circumnutation la plus rapide que nous ayons étudiée chez cette espèce avait une période de 3 h 50 minutes à 28°C.

Bowiea volubilis

On sait (voir chapitre 11) que cette Liliacée volubile est caractérisée par la variabilité du sens de sa révolution, par sa sensibilité phototropique et par des phénomènes attribués à des réactions d'hypercourbure. Nous ne connaissons pas d'étude précise des caractères de sa circumnutation, malgré les nombreuses recherches dont elle a fait l'objet et malgré l'intérêt que peuvent présenter ces caractères pour une comparaison éventuelle avec les mouvements des vrilles.

Nous avons observé une tige volubile de cette espèce, non détachée de la plante, à trois reprises, trois jours consécutifs, sous une température de 20°C. Comme le montrent les projections sur un plan horizontal (fig. 17), l'amplitude s'est accrue progressivement. La période variait de 160 à 180 minutes le premier jour; elle était de 170 minutes le deuxième jour et elle variait de 160 à 170 minutes le troisième jour. Nous avons représenté graphiquement les oscillations de la cote de hauteur et de la vitesse (en microns par 2 secondes) au cours de la troisième observation. La trajectoire était très inclinée en direction de la source lumineuse (phototropisme positif). La cote de hauteur présentait une valeur maximale et une valeur minimale par révolution. La vitesse variait à peu près comme la cote

de hauteur, bien que moins régulièrement. Le rayon efficient, dont nous n'avons pas représenté les variations, était maximal au minimum de hauteur et inversement.

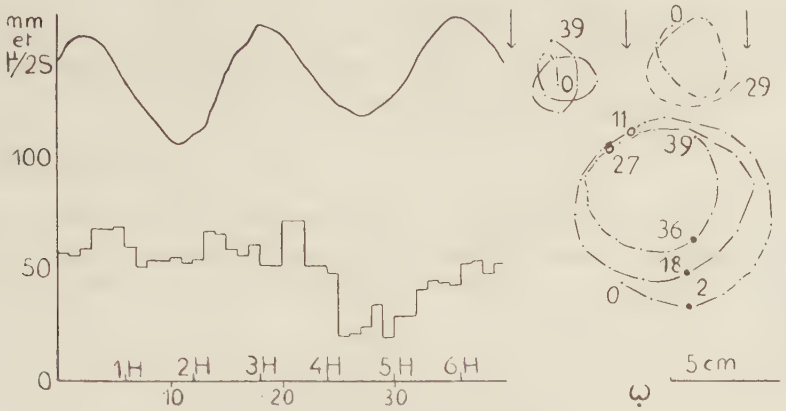


FIG. 17 : *Bowiea volubilis*. Circumnutation de la tige observée trois jours de suite. Le diagramme des variations de la vitesse (courbe en escalier) et de la cote de hauteur (courbe supérieure) s'applique au 3e jour (projection horizontale du mouvement en bas à droite : les gros points noirs représentent les maximums et les cercles blancs les minimums de la cote de hauteur).

Nous pouvons résumer ces observations en décomposant la révolution de la tige du *Bowiea volubilis* en deux phases séparées par les valeurs extrêmes des diverses grandeurs considérées.

	1re phase		*2e phase*	
vitesse :	accélération	maximum	ralentissement	minimum
cote de hauteur :	augmentation	maximum	diminution	minimum
rayon :	diminution	minimum	augmentation	maximum
courbure :	augmentation	maximum	diminution	minimum

Il ne semble pas qu'un rapprochement puisse être tenté entre ces caractères du mouvement et ceux de la circumnutation des vrilles.

Eustrephus latifolius

La tige volubile de cette plante a un mouvement révolutif de sens négatif, ce qui n'était pas connu, croyons-nous, mais qui peut être rapproché du sens négatif de l'espèce voisine *Lapageria rosea* (cf. chapitre 11). Nous avons étudié deux tiges non détachées de la plante, à trois reprises, trois jours de suite, ce qui représente, en tout, 24 heures d'observation. La période a été, pour une tige, de 135 minutes le premier jour et de 165 minutes le 2e jour et, pour l'autre tige, successivement au cours de ces trois journées, de 240, 90 et 110 minutes. La première de ces tiges était sans doute dans une phase de sénescence (période

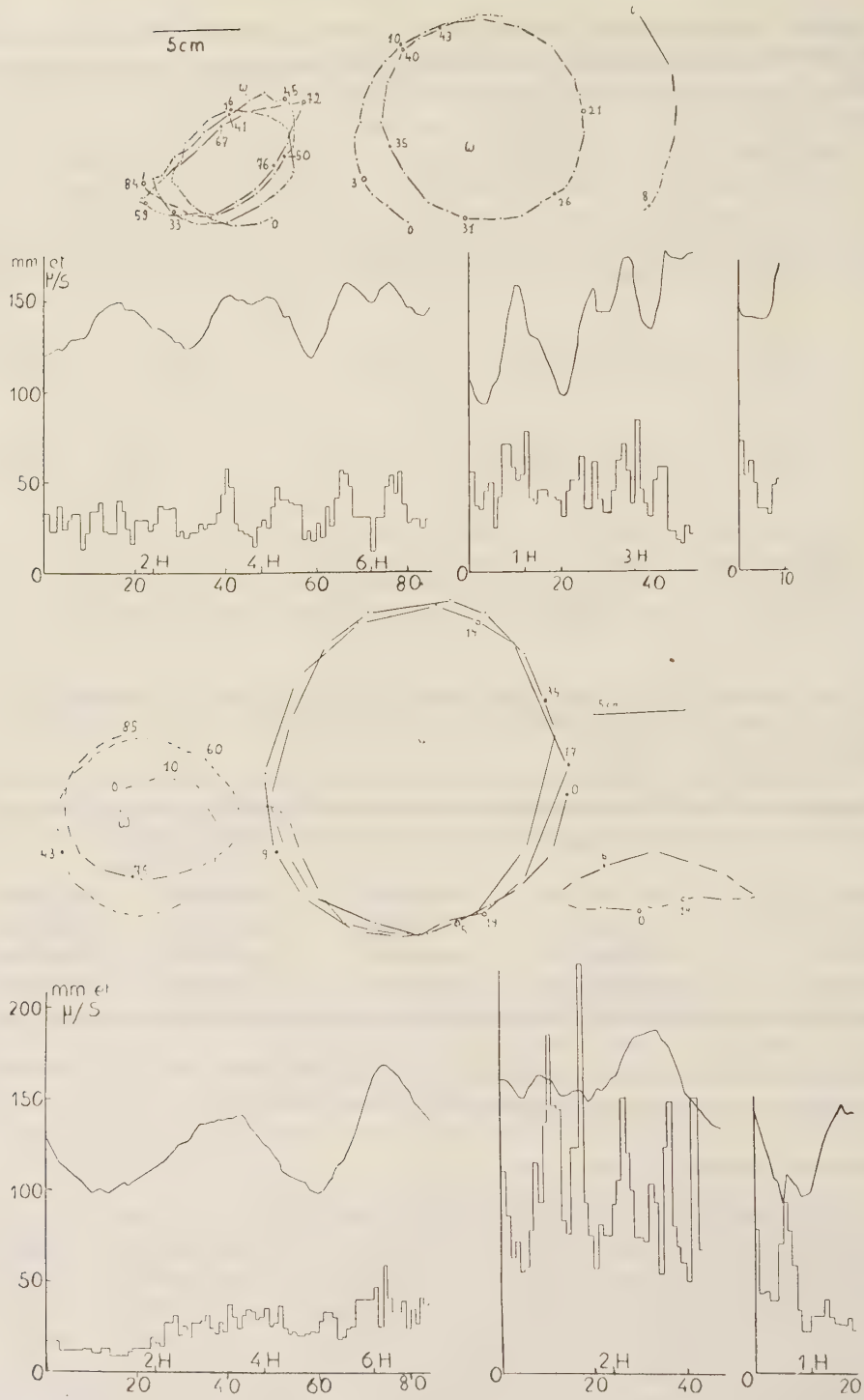


FIG. 18 : *Eustrephus latifolius*. Observation de la circumnutation de deux tiges pendant trois jours consécutifs. Dans chaque diagramme la vitesse est représentée par la courbe en escalier et l'autre courbe concerne la cote de hauteur. Lumière diffuse.

croissante), tandis que la deuxième montrait d'abord une accélération puis un ralentissement probablement liés à la succession des stades de jeunesse et de vieillesse.

Au cours de ces observations, nous avons remarqué (fig. 18) des fluctuations à la fois dans la cote de hauteur et dans la vitesse : il y avait approximativement deux maximums et deux minimums par période pour la vitesse, plus ou moins liés à des variations parallèles de la cote de hauteur.

Dioscorea batatas

Les figures 19 à 21 représentent le mouvement d'une tige volubile de *Dioscorea batatas* dont nous avons noté les positions toutes les cinq minutes pendant vingt heures consécutives. Nous avons pu observer ainsi une dizaine de révolutions.

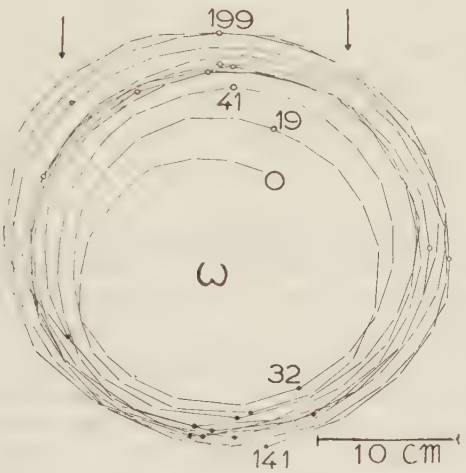


Fig. 19 : Projection horizontale du déplacement de l'extrémité d'une tige volubile de *Dioscorea batatas*. Les flèches indiquent la direction de l'éclairement (2.000 lux). Les numéros se rapportent à des intervalles de 5 minutes. Les positions représentées par un cercle blanc (en haut) concernent les minimums de hauteur; celles représentées par un gros point noir (en bas) concernent les maximums.

Laissons d'abord de côté le cas des deux premières révolutions pour nous occuper des huit autres. La projection horizontale des positions successives de l'extrémité du bourgeon terminal décrit à peu près une spirale; dans la figure 21 nous avons indiqué en abscisses la projection horizontale du déplacement et en ordonnées la hauteur du sommet; nous avons donc représenté ici la trajectoire comme si elle avait été tracée sur un cylindre vertical que l'on déroulerait (pour la commodité de la représentation nous avons adopté une échelle dix fois plus petite pour les abscisses que pour les ordonnées). Cette courbe ressemble à une sinusoïde (la trajectoire est à peu près circulaire) ; toutefois, inclinée sur l'horizontale, elle monte progressivement, la pointe de la tige décrivant une sorte d'hélice ascendante appuyée sur un cône de révolution à axe oblique; notons également que dans cette courbe (fig. 21) les festons supérieurs, A, B, C... sont plus aigus que les inférieurs, A', B', C'... Ce caractère peut résulter (nous le

verrons plus loin) d'une composition de mouvements révolutifs de même sens propres à la base et au sommet de la tige.

La fig. 20 montre les variations de la vitesse, du rayon efficient et de la hauteur, en fonction du temps. La courbe de variation de la hauteur est festonnée et présente des sommets plus aigus que ceux de la fig. 21 (à cause des variations de vitesse); la trajectoire est très étalée, OS' (composante horizontale du rayon efficient) est beaucoup plus grand que h, et R, presque horizontal et très voisin de OS', varie selon le « 1er cas » de M. et Mme TRONCHET. A chaque révolution la vitesse présente un maximum très accusé coïncidant avec le maximum de

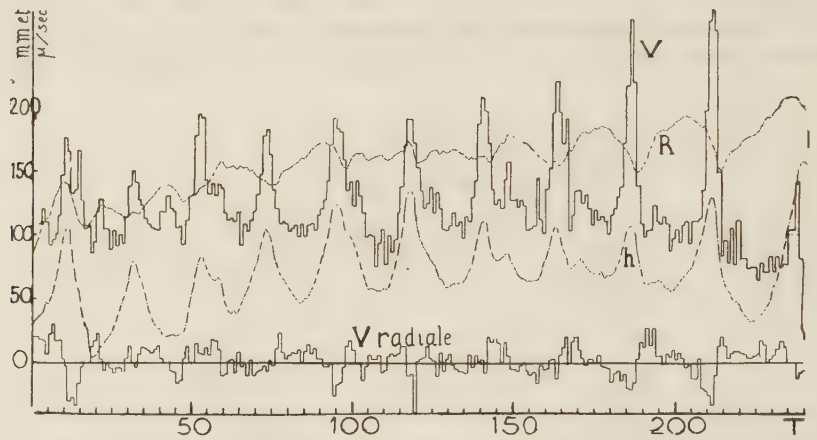


FIG. 20 : Même tige que dans la figure 19; la courbe en escalier supérieure représente les variations de la vitesse linéaire V; la courbe en escalier inférieure représente la vitesse radiale (en μ par seconde). Les autres courbes concernent : la supérieure, le rayon efficient R; l'inférieure, la hauteur h. Les chiffres portés en abscisses sont les numéros d'ordre des mesures, espacées chacune de 5 minutes; la durée totale de l'observation était de 20 heures.
Les nombres 50, 100, 150, 200, en abscisses représentent les temps : 4 h. 10 min., 8 h. 20 min., 12 h. 30 min., 18 h. 40 min.

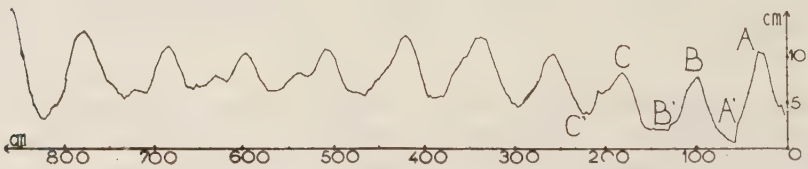


FIG. 21 : Trajectoire décrite par la tige étudiée dans la fig. 19 représentée comme si on l'avait inscrite sur un cylindre d'axe vertical et si on avait déroulé le cylindre (l'échelle est dix fois plus petite pour les abscisses que pour les ordonnées). Remarquer l'allure sinusoïdale plus ou moins ascendante de cette courbe, la dissymétrie des festons successifs supérieurs et inférieurs et le sens du mouvement vers la gauche (sens +).

hauteur (et généralement avec le minimum de R et de OS') de même que cela a été observé chez le *Convolvulus sepium* par A. et J. TRONCHET (1946); au cours de certaines révolutions, la hauteur présente un deuxième maximum, moins accusé que le premier et qui semble concorder avec une légère augmentation de vitesse.

Les maximums de vitesse sont beaucoup plus aigus que les maximums de hauteur; par suite, si on traçait la courbe des variations de la vitesse sur la figure 21 (en fonction de l'espace horizontal parcouru) on obtiendrait ici encore une courbe festonnée à sommets très aigus et non pas une courbe ressemblant à une sinusoïde comme pour celle des hauteurs : *il y a accélération rythmée et brutale.*

La vitesse varie du simple au double au cours de chacune des 3e, 4e et 5e révolutions, du simple au triple au cours des dernières et pourtant la période est remarquablement constante (110 minutes, à 5 ou 10 minutes près) propriété liée à une *compensation entre les valeurs extrêmes consécutives de la vitesse.*

Pour mieux discerner dans les mouvements réels les éléments constants et les éléments variables, essayons d'imaginer quels caractères présenterait un mouvement révolutif qui serait uniforme; dans un tel mouvement, autour d'un axe bien vertical, le rayon efficient serait constant et l'extrémité, animée d'une vitesse uniforme, décrirait une trajectoire circulaire à une hauteur constante. *Si l'axe était oblique* la trajectoire pourrait rester circulaire mais présenterait des variations de hauteur : la courbe des variations de la hauteur en fonction de l'espace horizontal parcouru serait une sinusoïde. Si une tige était verticale et immobile au voisinage du point O pris comme origine des rayons efficients et mobile seulement à quelque distance au-dessus de O pour nuter autour d'un axe un peu oblique, il est évident que le « rayon efficient » subirait des variations rythmées, s'allongeant aux maximums de hauteur et diminuant aux minimums; la pesanteur pourrait encore compliquer le phénomène et cet exemple montre qu'on ne peut interpréter qu'avec beaucoup de réserves les variations du rayon efficient. Enfin, si la partie mobile était légèrement déformée à sa base, on pourrait décomposer le mouvement, par exemple, en deux mouvements partiels, inférieur et supérieur, dont les axes seraient différents, mais dont le sens serait le même; la trajectoire rappellerait celle que décrit le pôle terrestre sous l'action combinée des deux mouvements de la précession des équinoxes et de la nutation; la « précession » serait remplacée ici par le mouvement de révolution de la base de la tige par lequel se laisseraient passivement entraîner la partie supérieure de la tige et l'axe de son mouvement propre; la « nutation » serait ici le mouvement propre du sommet autour de son axe ainsi entraîné; il est évident qu'au moment des maximums de hauteur les deux mouvements seraient en opposition (ce qui diminuerait la vitesse résultante) et qu'ils s'ajouteraient au contraire au moment des minimums de hauteur. Quant à la trajectoire, elle pourrait présenter des boucles (nous en avons observé chez ce *Dioscorea*) ou du moins apparaître (comme celle du pôle terrestre) sous la forme d'une courbe festonnée dont les arcs correspondant aux maximums de hauteur seraient plus aigus que ceux correspondant aux minimums.

Ceci montre que même si une tige était animée, en chacun de ses points, d'un mouvement élémentaire uniforme, son extrémité pourrait avoir un mouvement de vitesse variable sur une trajectoire peu régulière : ces anomalies seraient imputables à des propriétés géométriques et non proprement physiologiques.

Dans le cas étudié ici, la différence n'est pas très accusée entre les festons inférieurs et supérieurs, et par suite entre les espaces parcourus au cours des demi-révolutions correspondant à ces festons : ce facteur semble donc n'avoir eu

que peu d'influence sur la vitesse linéaire du sommet et nous le négligerons lorsque nous essaierons d'analyser les variations de la vitesse de cette tige.

A partir de la troisième révolution, le mouvement comporte assez régulièrement à chaque période un minimum de h et de V et un maximum de R suivis d'un maximum de h et de V et d'un minimum de R; le minimum de R se produit souvent 10 minutes environ après le maximum de h, comme si, par exemple, la diminution de R était directement liée à l'entraînement de la tige vers le bas par son propre poids.

La valeur du rayon efficient peut indiquer l'ordre de grandeur de la « différence d'élongations » qui provoque la courbure des tiges volubiles; si nous admettons ici, par une très large approximation, que la tige étudiée ait eu la forme d'un arc de cercle (arc de 135°, comme l'angle d'ouverture du cône décrit par le rayon efficient) et que son diamètre moyen ait été d'environ 2 mm, nous trouvons une valeur approchant 5 mm, soit 1/20 de la longueur de la portion mobile de la tige; mais nous ne donnons ce chiffre qu'à titre indicatif.

Quoi qu'il en soit, les variations du rayon efficient permettent d'envisager une « vitesse radiale » c'est-à-dire une vitesse de rapprochement ou d'éloignement de l'extrémité du bourgeon terminal et de la base immobile. Examinons l'aspect général de la courbe qui représente les variations de cette vitesse radiale, au cours de l'observation (fig. 20 courbe inférieure); la vitesse s'annule et change évidemment de signe à chaque maximum et à chaque minimum de R, c'est-à-dire, ici, deux fois par révolution; cette vitesse traduit les changements de courbure de la tige et pourrait nous renseigner sur les variations d'élongation qui ont un rôle si important dans le mouvement; mais cette vitesse est faible, sa mesure est imprécise et il est difficile de l'interpréter sans une analyse préalable des variations de la courbure tout le long de la partie mobile de la tige. Si on admet que la vitesse linéaire du bourgeon terminal résulte de la circumnutation et de la vitesse radiale, il peut sembler intéressant d'isoler, par décomposition géométrique, la vitesse de la circumnutation; la vitesse radiale est en réalité trop faible pour avoir une influence sensible sur la vitesse résultante.

Plus importante est la valeur absolue du rayon efficient; en divisant la vitesse par le rayon (comme l'ont fait A. et J. TRONCHET 1946) on obtient une valeur voisine de l'angle parcouru dans l'unité de temps par le rayon efficient. Dans le cas que nous avons étudié le rayon varie peu et, par suite, cet angle est à chaque instant à peu près proportionnel à la vitesse linéaire (les minimums et les maximums étant simplement moins accusés dans cette dernière) : il n'y a donc pas intérêt à faire ici cette opération pour chacune des 240 mesures.

On peut également considérer la vitesse linéaire comme fonction de deux phénomènes : la courbure de la tige, qui détermine l'angle d'ouverture du cône décrit par le rayon efficient, et la propagation autour de l'axe de la tige d'un maximum d'élongation qui intéresse successivement toutes les génératrices géométriques de cette tige. L'angle d'ouverture du cône (135° environ) dans le cas qui nous occupe est d'ailleurs à peu près constant par suite des faibles variations du rayon efficient (c'est-à-dire de la courbure).

En résumé, la vitesse linéaire dépend de la longueur de la tige, de sa courbure, de la vitesse de variation de cette courbure et de la vitesse angulaire

du déplacement du maximum d'élongation; comme les trois premiers de ces facteurs ne varient guère au cours du mouvement étudié nous pouvons considérer la vitesse linéaire comme une image approchée du phénomène physiologique interne qu'est la vitesse angulaire du déplacement du maximum d'élongation; nous transformerons approximativement les vitesses linéaires en vitesses angulaires en rapportant la longueur de la trajectoire à 360°. Rappelons que nous envisageons les vitesses moyennes observées pendant les intervalles de temps considérés (5 minutes). Dans le cas présent, nous pouvons admettre que, par exemple, au début de l'observation 1 mm correspond à 27' d'angle. Nous trouvons pour les minimums et les maximums successifs de la vitesse angulaire les valeurs suivantes exprimées en secondes d'angle par seconde de temps, avec une erreur qui peut atteindre ou dépasser l'unité :

149 (6), 268 (11), 155 (19), 237 (22), 162 (24), 319 (32), 195 (40), 216 (43), 152 (47), 311 (52), 152 (65), 309 (73), 159 (84), 301 (95), 117 (108), 283 (118), 147 (135), 307 (140), 148 (159), 324 (163), 147 (179), 392 (186), 129 (198), 398 (211), 98 (225), 189 (238).

Les nombres entre parenthèses désignent les numéros des mesures, correspondant aux divers minimums et maximums de vitesse.

Nous considérons à part les deux révolutions du début de l'observation parce que le mouvement qui a suivi la mise en train était différent de celui que nous avons observé dans les périodes suivantes. Les variations de hauteur suivaient des règles analogues dans les deux premières révolutions et dans la suite du mouvement : la période était la même et la trajectoire (oblique) était presque la même; mais, alors que dans la suite de l'observation de cette tige R et OS' ont varié en sens inverse de h, et qu'on observait un maximum de vitesse par révolution au moment du maximum h, au contraire, on notait ici, au cours de la première révolution et, à un moindre degré, au cours de la deuxième, deux maximums de vitesse et de rayon correspondant aux deux valeurs extrêmes de la hauteur. Ces graphiques semblent ne représenter ici qu'un état transitoire entre la position naturelle de la tige et celle où nous l'avons placée pour l'observer. A. et J. TRONCHET ont déjà publié (1950 b fig. 7) des courbes comparables relatives à la tige de Cuscute, où elles concernent sans doute un état d'équilibre.

Nous avons effectué 100 heures d'observation normale de ce *Dioscorea*, portant sur 36 révolutions; nous avons toujours obtenu les mêmes résultats : phase de mise en route aberrante (pendant laquelle h et R qui ont des valeurs très faibles, augmentent simultanément) suivie d'un mouvement régulièrement périodique, un maximum de vitesse coïncidant avec un maximum de hauteur à chaque période, en général.

Dioscorea sativa (voir fig. 42, chap. 6)

40 heures d'observation de la tige volubile de cette espèce (plante cultivée sous ce nom au Jardin Botanique de Tübingen) nous ont permis de noter une période comprise entre 148 et 155 minutes à 25°C., une trajectoire presque circulaire de 35 cm de diamètre, une vitesse variant de 25 à 55 mm/5 min; la cote de hauteur présente un maximum et un minimum par révolution, et ces points extrêmes coïncident respectivement avec un maximum et un minimum de la vitesse. Des secousses répétées (voir chapitre 7) nous ont permis d'allonger la

période qui est passée de 155 à 175 min dans un cas et de 148 à 165 min dans l'autre cas.

Tamus communis fascié

Nous avons rappelé (chap. 2) que des cas de fasciation tératologique ont été décrits chez diverses espèces volubiles; en revanche, nous n'avons pas trouvé dans les travaux antérieurs d'étude de la circumnutation ni même la mention de l'enroulement de ces tiges fasciées.

Nos observations se rapportent à deux tiges anormales (fasciation rubanée) du *Tamus communis*. Nous avons détaché ces rameaux de la plante et nous avons étudié leur mouvement selon la méthode habituelle. Ce mouvement (fig. 22) s'effectue en sens négatif, comme c'est le cas normal du *Tamus communis*. La trajectoire est à peu près circulaire, quoiqu'un peu allongée dans le plan correspondant au plan d'aplatissement de la tige. La période est comprise entre 155 et 165 minutes (à 25°C). Nos 12 h 30 d'observation au total ne nous permettent pas de préciser les règles des variations (pourtant importantes) de la vitesse de l'apex ni de la cote de hauteur.

Nous étions fondé à penser que la structure aberrante de ces tiges se traduirait par des caractères particuliers du mouvement et que, par exemple, des variations de la vitesse pourraient se produire selon que la convexité affecterait une face aplatie ou un côté étroit de nos tiges. Cependant ces tiges étaient tordues sur elles-mêmes dans la région mobile, d'où il résultait que la convexité pouvait affecter à la fois par exemple une face aplatie près de l'apex et un côté étroit un peu plus bas, ce qui pouvait masquer les particularités éventuelles du mouvement. *Il nous paraît cependant remarquable que ces tiges aplaties, trois fois plus larges qu'épaisses, aient manifesté des mouvements révolutifs analogues à ceux des tiges normales.*

Humulus lupulus

La tige du Houblon a, selon C. DARWIN (1865-1877), un mouvement révolutif d'une période de 2 heures. Son mouvement se ralentit beaucoup, d'après une observation de DUTROCHET relatée par DARWIN, lorsqu'on détache la tige de la plante. Nous avons nous-même constaté ce fait dont le déterminisme ne semble d'ailleurs pas connu.

Les observations sur le Houblon dont nous donnons ici les graphiques se limitent (fig. 23) à l'étude de la circumnutation de la tige d'une plante cultivée en pot. La température était de 20°C.

Les caractères du mouvement, tels qu'ils ressortent de l'étude de nos graphiques sont les suivants : trajectoire presque circulaire, sens positif, période de 125 minutes à 20°C, faibles variations de la cote de hauteur, variations irrégulières de la vitesse.

Phaseolus multiflorus (fig. 24; voir aussi chapitre 7 fig. 47)

On peut se demander quelles perturbations est susceptible d'apporter au mouvement révolutif le seul fait de séparer une tige de la plante qui la porte. DUTROCHET a montré, comme nous venons de le rappeler, que le Houblon est particulièrement sensible à ce traumatisme. La plupart des tiges volubiles y sont

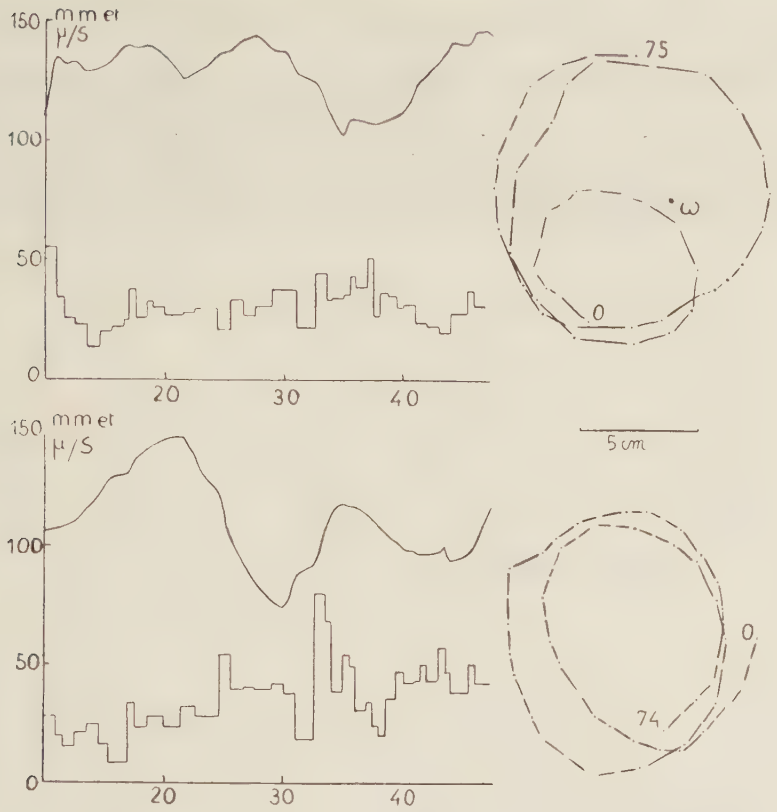


FIG. 22 : *Tamus communis*. Circumnutation de deux tiges fasciées. Dans chaque graphique, la cote de hauteur est représentée par la courbe supérieure, la vitesse par la courbe inférieure. Lumière diffuse. Durée des observations : 6 h 15.

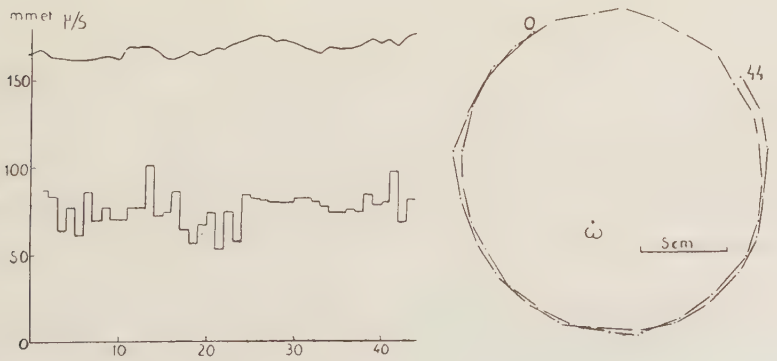


FIG. 23 : *Humulus lupulus*. Circumnutation d'une tige volubile d'une plante en pot. A gauche, variations de la cote de hauteur (en haut) et de la vitesse (en bas). Durée de l'observation : 3 h 40. Lumière diffuse.

au contraire très peu sensibles et nous allons le montrer à propos du *Phaseolus multiflorus*.

La première partie de notre observation (fig. 24 à gauche) se rapporte à une tige non séparée de la plante et placée en conditions uniformes de température (20°C). La période est voisine de 90 minutes. La trajectoire est à peu près circulaire. La cote de hauteur varie toutefois et présente sensiblement deux maximums et deux minimums par révolution. La vitesse de l'apex varie de même et ses

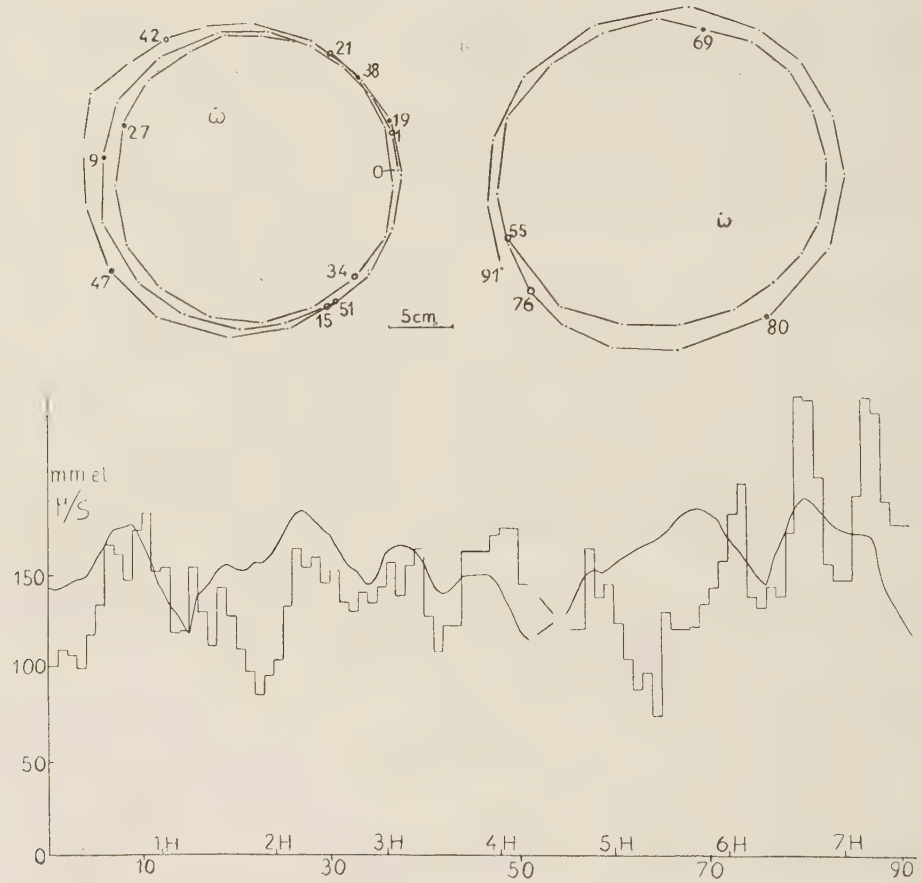


Fig. 24 : *Phaseolus multiflorus*. Circumnutation de la tige d'une plante en pot (mesures 0 à 52) détachée de la plante en 52 et plongée dans l'eau par sa base dans la suite de l'expérience. Dans les deux projections horizontales, les gros points noirs concernent les maximums de cote de hauteur, les cercles blancs, les minimums. Dans le graphique, les variations de la vitesse sont représentées par la courbe en escalier, l'autre courbe concerne la cote de hauteur. Lumière diffuse.

valeurs extrêmes tendent à coïncider avec celles de la cote de hauteur. Après un peu plus de 4 heures d'observation, nous avons sectionné la base de la tige et nous l'avons immédiatement plongée dans l'eau. Nous n'avons pas déplacé le point d'immobilisation de l'organe et par suite rien n'a été changé dans la position de la partie mobile elle-même au moment de l'opération. Les graphiques (fig. 24)

montrent que malgré une phase de légères perturbations le mouvement a conservé son amplitude et que sa période a même été réduite à 80 minutes. Les variations de la vitesse au cours de chaque révolution paraissent être en continuité avec celles de la première partie de l'expérience.

Les observations montrent donc, chez le Haricot, des caractères assez réguliers dans les variations de la vitesse et de la cote de hauteur. Mais surtout elles montrent que *le fait de détacher une tige de la plante ne constitue pas obligatoirement une gêne pour la manifestation du mouvement révolutif.*

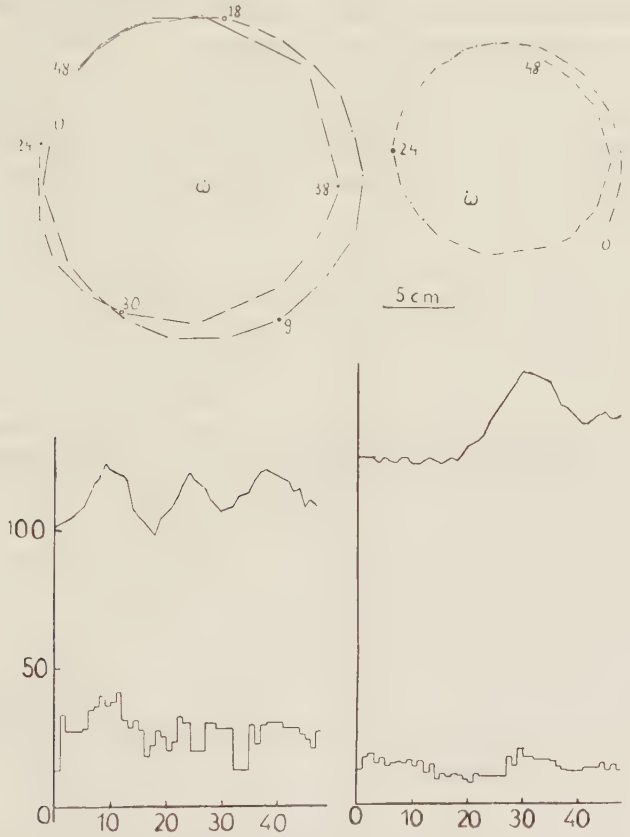


FIG. 25 : *Nissolia fruticosa*. Circumnutation de deux tiges volubiles. En haut, projection horizontale des deux mouvements. En bas, variations de la cote de hauteur (en mm) et de la vitesse (en microns par seconde). Lumière diffuse. Durée des observations : 4 h.

Nissolia fruticosa

Nous n'avons trouvé aucune mention de cette plante dans les travaux sur la circumnutation. Comme presque toutes les Légumineuses volubiles, elle nute en sens positif. Nos observations portent sur deux tiges non détachées de la plante; la période était de 115 minutes pour l'une et de 180 minutes pour l'autre pour une température de 26°C. La trajectoire est presque circulaire mais tend à présenter deux maximums et deux minimums de cote de hauteur par période; la vitesse de l'apex paraît suivre les variations de la cote de hauteur (fig. 25).

Ipomaea hederacea (Convolvulacées)

Nous mentionnons ici cette plante pour mémoire, à propos d'une expérience relatée plus loin (chap. 7 fig. 45). La période était voisine de 190 minutes, la trajectoire assez régulière présentait un maximum de cote de hauteur par révolution, coïncidant sensiblement avec un maximum de vitesse de l'apex. La tige était fixée dans une position telle que son point d'immobilisation était loin de la verticale passant par le centre de la trajectoire; il en résulte que les fluctuations de OS', composante horizontale du rayon efficient, étaient très amples, et que par suite les variations du rayon efficient lui-même étaient parallèles à celles de OS' et opposées à celles de la cote de hauteur.

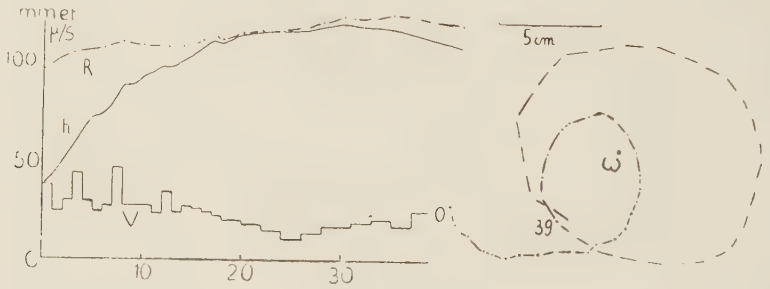


Fig. 26 : *Convolvulus sepium*. Circumnutation d'une tige volubile. A gauche, variations du rayon efficient R, de la cote de hauteur h et de la vitesse V. Durée de l'observation : 3 h 15. Température : 19°C. Eclairage par dessus.

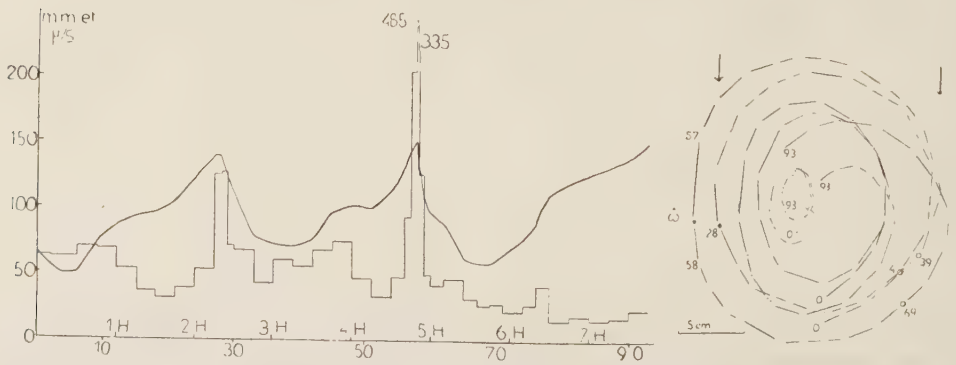


Fig. 27 : *Ipomaea hederifolia*. Circumnutation d'une tige volubile. Mêmes remarques que pour les figures précédentes. A droite est représentée la projection horizontale du mouvement de l'apex et de deux nœuds inférieurs.

Ipomaea hederifolia

En dehors des expériences mentionnées dans les chapitres 6 (fig. 39) et 7 (fig. 48), nous avons effectué 24 heures d'observation du mouvement révolutif de cette espèce. Le relevé représenté par la fig. 27 concerne une tige détachée de la plante (longueur 53 cm), immobilisée à 28 cm de l'apex, dont la période de circumnutation était de 160 minutes environ sous une température proche de

25°C. La tige était très inclinée vers l'horizontale; son apex se redressait cependant de sorte qu'à chaque révolution alternaient un maximum et un minimum de cote de hauteur, tandis que le rayon efficient variait en sens inverse. La vitesse présentait des variations de grande amplitude, étroitement liées à celles de la cote de hauteur.

En plus du fort maximum de hauteur et de vitesse chaque révolution semble comporter un deuxième léger maximum de ces deux grandeurs. Représentons les caractères des diverses phases d'une période par les valeurs extrêmes de chacune des grandeurs considérées, en plaçant entre parenthèses les maximums et les minimums peu marqués; nous obtenons le tableau suivant :

hauteur :	maximum	minimum	(maximum)	(minimum)	maximum
vitesse :	maximum	(minimum)	(maximum)	minimum	maximum
rayon :	minimum		maximum		minimum
courbure :	maximum		minimum		maximum

Le caractère le plus remarquable sans doute du mouvement que nous venons de décrire est qu'il affectait une tige fortement torsadée. La partie libre de notre échantillon comprenait un premier entre-nœud basal de 87 mm tordu sur son axe, de deux tours complets, un deuxième entre-nœud de 76 mm tordu de deux tours un quart, un troisième entre-nœud de 70 mm, tordu de un tour et demi environ, un 4e de 26 mm tordu de un tiers de tour et une région apicale de 25 mm peu tordue. Or la projection de la trajectoire sur un plan horizontal montre que l'apex avait un mouvement d'une grande amplitude et que les nœuds situés à 25 et 51 mm de lui étaient également très mobiles; l'entre-nœud de 70 mm circumnutait activement. Le nœud suivant (à 121 mm de l'apex) était en revanche presque immobile. L'observation de la plante en mouvement montrait que la circumnutation était ainsi l'apanage des 120 mm supérieurs de la tige : cette région mobile était tordue sur son axe de plus de deux tours complets.

Dans un tel cas se pose le problème du mécanisme des corrélations longitudinales dans le mouvement révolutif. En effet, une tige volubile est caractérisée, à un instant donné, par l'inégalité de longueur entre un côté de la tige et le côté opposé. Si la convexité affectait une zone longitudinale *anatomique* l'existence simultanée d'une torsion et d'une courbure devrait donner à la tige une forme d'hélice. Notre échantillon avait au contraire à chaque instant une forme à peu près plane, comparable à celle de tiges d'autres espèces beaucoup moins tordues dans leur région mobile. Il en résulte que la régularité de la forme de cette tige et le synchronisme dans le rythme de la croissance des divers niveaux de la région mobile, étaient indépendants de la structure anatomique (superficielle du moins).

Nous avons pu refaire cette observation sur d'autres tiges volubiles torsadées de la même espèce; l'étude de ce phénomène permettrait de mieux connaître le mécanisme qui synchronise longitudinalement le rythme des variations de l'élon-

gation entre les divers niveaux de la région mobile. Si l'on pouvait montrer que cette corrélation longitudinale n'est effectivement pas liée à l'orientation longitudinale des tissus de la plante, on serait peut-être conduit à émettre l'hypothèse de corrélations d'ordre purement mécanique.

Ipomaea quamoclit (= *Quamoclit pinnata*)

Les figures 28 et 29 concernent une tige de cette espèce de Convolvulacées détachée de la plante et immobilisée en un de ses points selon la technique habituelle. Nous avons observé le mouvement de cette tige pendant 26 heures consé-

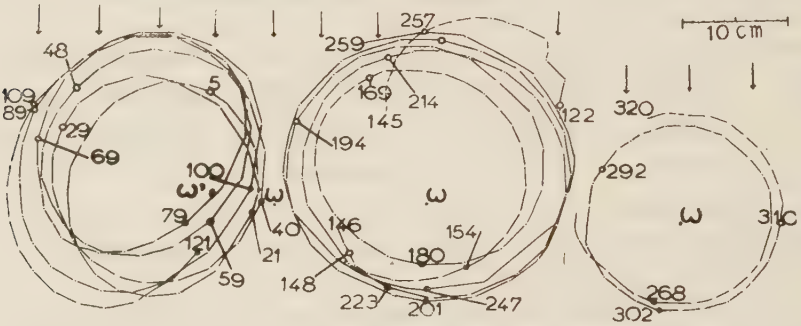


Fig. 28 : *Ipomaea quamoclit*. Projection horizontale du mouvement. Les trois figures représentent les trois phases de l'observation, la longueur de la partie libre de la tige ayant été réduite entre chacune des phases. ω représente la projection du point d'immobilisation de la tige; dans la figure de gauche, ω' représente en outre le nœud foliaire directement supérieur à ω; ω' ne s'est presque pas déplacé au cours de l'observation. Mêmes remarques que pour la figure 19.

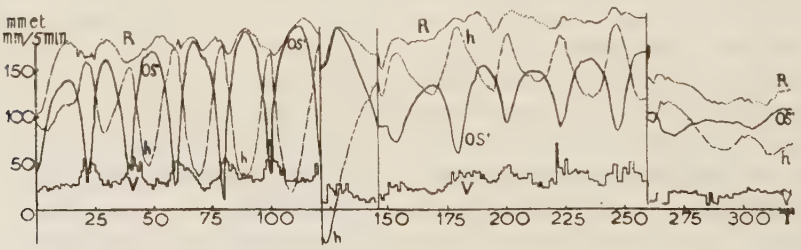


Fig. 29 : Variations des grandeurs V, R, OS' et h au cours des trois parties de l'observation étudiée dans la figure 32. Le temps est compté en heures et en intervalles de 5 minutes. Pendant l'observation, divers changements ont eu lieu : en 121 nous avons diminué d'un entre-nœud la partie libre de la tige; en 145 nous avons redressé l'axe du mouvement (voir, fig. 28, la différence de trajectoire); en 211, par suite d'un accident, un éclairement de 200 lux a remplacé le précédent de 1.500 lux; en 259 nous avons de nouveau diminué d'un entre-nœud la partie libre de la tige; en 265, nous avons légèrement redressé l'axe du mouvement. Durée de l'observation : 26 h 40. (Les nombres 25, 50, 75, 100... en abscisses représentent les temps : 2 h 5, 4 h 10, 6 h 15, 8 h 20...).

cutives; ce mouvement était très régulier; en particulier le bourgeon terminal, qui tournait sur lui-même au cours de la nutation, reprenait à chaque tour les mêmes positions : la nutation était donc bien due à des différences d'élongation qui intéressaient successivement toutes les génératrices de la tige; il ne se produisait pas de torsion dans la partie libre observée, c'est-à-dire (cf. chap. 2 et 11) que les parties internes de la tige s'accroissaient autant que les parties périphériques.

Au cours des 10 premières heures de l'observation, nous avons noté les positions successives de différents nœuds foliaires; l'un d'eux, représenté par ω', situé à une dizaine de cm au-dessus du point où la tige était immobilisée, ne s'est presque pas déplacé et nous l'avons pris comme origine pour les mesures de R et de h; comme la trajectoire était très oblique (ainsi que la tige elle-même au niveau du nœud en question) h et OS' variaient largement en sens inverse l'un de l'autre et R présentait des maximums à chaque maximum de OS' et à quelques maximums de h. Les variations du rayon efficient se rapportent au « 1er » ou au « 3^{e} cas ». Dans la suite du mouvement, nous avons immobilisé la tige verticalement au niveau du nœud dont nous venons de parler; la trajectoire s'est trouvée rapprochée du plan horizontal; h a beaucoup moins varié et a gardé constamment une valeur supérieure à OS'; c'est le « 2^{e} cas » : les valeurs de R sont voisines de celles de h. Comme chez les *Dioscorea*, chaque révolution comportait régulièrement un maximum de vitesse au moment du maximum de hauteur et du minimum de OS' et de R. (Dans l'*I. quamoclit* nous avons vérifié ce parallélisme de la vitesse et de la hauteur pour 45 révolutions (non consécutives) portant au total sur 143 heures d'observation).

La première révolution observée était normale, comme nous l'avions déjà noté chez la Dioscorée; la première phase de rétraction (minimum de R) très accentuée, correspondait en effet à des valeurs minimales de la vitesse et de la hauteur, au lieu de valeurs maximales comme cela s'est produit dans la suite du mouvement.

Quand nous avons déplacé le point d'immobilisation de la tige (après les 10 premières heures d'observation) nous avons pu observer une chute très brutale de hauteur et une diminution de vitesse coïncidant avec des valeurs très réduites de R et de OS', c'est-à-dire que brusquement la tige s'est abaissée, rétractée, et a ralenti son mouvement, nous ramenant au cas décrit pour le début de l'observation : puis elle a repris sa marche régulière, avec une augmentation progressive de la hauteur et de la vitesse; nous reviendrons sur ce phénomène dans les chapitres 9 et 13. Les graphiques ressemblent à ceux de la première partie de l'observation, avec de moindres variations de h et de OS', comme on pouvait s'y attendre après un simple redressement de la base de la tige, puisque nous avons réduit la portion libre de la tige, sans réduire sa partie mobile.

Après 5 nouvelles révolutions, nous avons recommencé la même opération, en diminuant d'un entre-nœud la partie mobile libre de la tige examinée; le segment terminal, d'une quinzaine de cm, dont nous avons ainsi isolé le mouvement, s'est montré doué d'une vitesse angulaire propre beaucoup plus lente que celle que nous avions observée pour la tige entière (un tour en 3 heures au lieu de 1 h 30). La vitesse linéaire est très faible et peu variable; de même, R, h et OS', varient peu.

Trois autres observations analogues nous ont donné le même résultat : le sommet de la tige (ici constitué par les 10 cm supérieurs) est animé d'un mouvement périodique propre. Les tiges observées étaient traumatisées, coupées à leur base plongée dans l'eau, et pouvaient, après 26 heures de conditions anormales et après plusieurs secousses, présenter quelques signes de sénescence mais il semble bien que la période du mouvement propre de la région apicale soit plus longue que celle de la partie mobile tout entière.

La figure 44 sur laquelle nous reviendrons plus loin (chap. 6) montre l'aspect de la projection horizontale d'une tige d'*Ipomaea quamoclit*; pendant tout le temps de l'observation son extrémité, dans un plan plus ou moins horizontal, était tournée dans la direction du mouvement; c'est là un phénomène assez fréquent qu'on pourrait interpréter comme une avance du mouvement du sommet sur celui de la base.

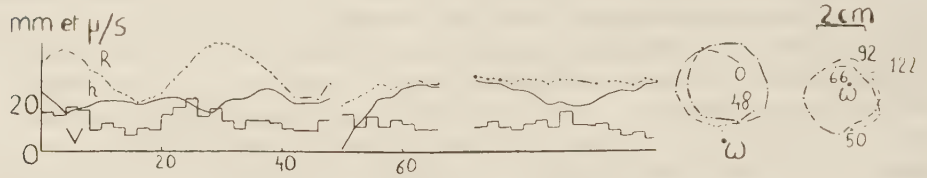


FIG. 30 : *Cuscuta odorata*. Circumnutation d'une tige volubile observée pendant 4 h en position inclinée, puis pendant 6 h 10 (avec une interruption) en position dressée. Lumière diffuse.

Cuscuta

Nous ne donnerons ici que le résultat d'une observation du mouvement du *Cuscuta odorata* (fig. 30) ; il s'agit d'un cas particulier où le rayon efficient varie en sens inverse de la cote de hauteur, et où la vitesse varie beaucoup sans que ces valeurs extrêmes paraissent coïncider avec celles du rayon ni de la hauteur. Nous aurons l'occasion de revenir sur le mouvement des tiges adultes de cette plante à propos de l'influence de divers facteurs externes (température, pesanteur, submersion).

TIGE NON VOLUBILE DE *Passiflora coerulea*

Les vrilles du *Passiflora coerulea* ont un mouvement de circumnutation rapide et de grande amplitude; mais on sait que la tige des Passiflores quoique non volubile, est également animée d'un mouvement révolutif. Ce phénomène de la circumnutation d'une tige grimpante par des vrilles, n'avait pas été étudié, à notre connaissance, depuis les travaux de DUTROCHET et de DARWIN. Il est certainement répandu (nous avons rappelé, dans le chapitre 1, divers cas de tiges volubiles munies de vrilles) et il peut avoir un rôle écologique important soit en ajoutant l'effet préhenseur de la volubilité de la tige à celui des mouvements des vrilles, soit simplement, comme dans le cas qui nous occupe, en amplifiant la trajectoire décrite par la vrille par l'addition du mouvement de la tige et de celui de la vrille.

Nous avons détaché de la plante un rameau que nous avons observé suivant la méthode habituelle en l'immobilisant au niveau d'un nœud N; au nœud N + 1 immédiatement supérieur à N, était insérée une vrille animée d'un mouvement rapide que nous avons observé (A, fig. 31). Le mouvement du nœud N + 1 était très faible (sa projection sur le plan horizontal est représentée par la courbe C de la fig. 31). Enfin nous avons observé le mouvement de l'apex de la tige (B). La figure montre que l'apex de la tige et la vrille circumnutaient dans le même sens et avec la même période. Les variations de la vitesse de la tige étaient faibles mais semblaient parallèles à celles de la vrille. *Il résulte donc*

de nos observations que le mouvement de la tige était étroitement lié à celui de la vrille. Il serait souhaitable de vérifier la généralité de ce lien et, éventuellement, d'en préciser la nature qui pourrait être d'ordre purement mécanique.

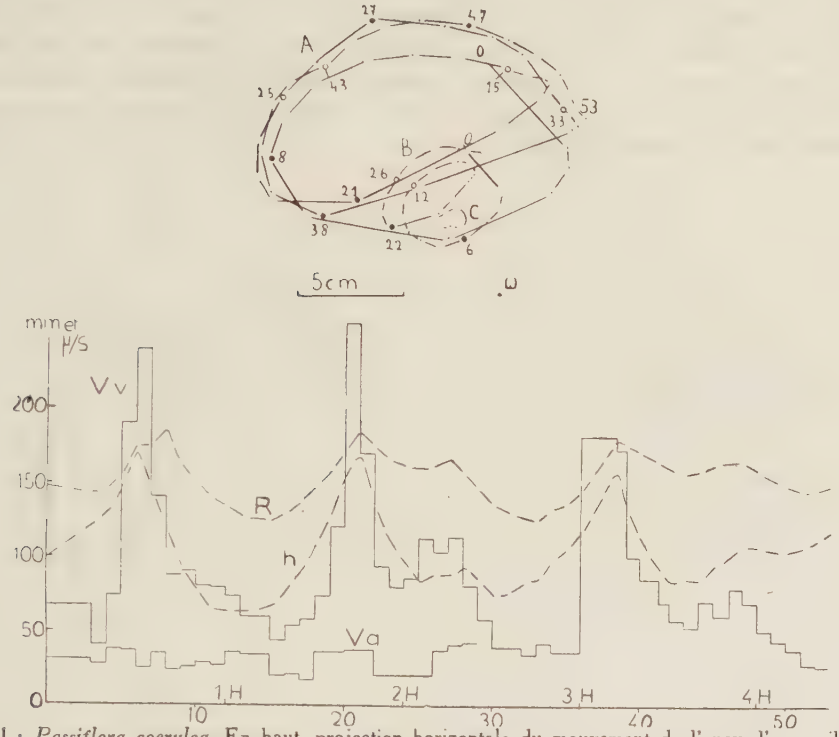


FIG. 31 : *Passiflora coerulea*. En haut, projection horizontale du mouvement de l'apex d'une vrille (A), de l'apex de la tige (B) et du point d'attache de la vrille (C). En bas, variations de la vitesse de la vrille (Vv), du rayon efficient et de la cote de hauteur de la vrille (R et h) et de la vitesse de l'apex de la tige (Va). Lumière diffuse.

VRILLES DE CUCURBITACÉES

Nous décrirons la circumnutation de quelques vrilles bifurquées du *Cyclanthera explodens* (fig. 32, 33, 34, voir BAILLAUD 1950) et du *Lagenaria vulgaris* (fig. 35, voir BAILLAUD 1951).

Les vrilles du *Cyclanthera explodens*, parfois simples, sont généralement bifurquées et présentent dans ce cas une grande et une petite branche unies près de leur base sur une faible longueur. Nous avons étudié le mouvement de quelques vrilles bifurquées de cette espèce en utilisant la méthode des projections orthogonales déjà employée pour les vrilles bifurquées du *Cyclanthera pedata* par A. et J. TRONCHET (1950).

Le procédé d'observation le plus naturel consiste à fixer la vrille à sa base et à noter les positions successives de la bifurcation et de la pointe de chaque branche; le mouvement ainsi observé est la résultante du mouvement de la région basilaire de la vrille (jusqu'à sa bifurcation) et des mouvements propres de chaque branche. Cependant, dans le cas de vrilles très actives, on ne peut pas négliger

le déplacement du point de bifurcation. Pour étudier les mouvements propres de chaque branche, on peut songer à noter les coordonnées du point de bifurcation, à décomposer le mouvement résultant de l'extrémité et à ne considérer que la différence des coordonnées entre l'origine et la pointe de chaque branche; les résultats obtenus sont discutables à cause des déformations de la base de la vrille : par exemple, si la base de la vrille tourne sur elle-même, par une torsion qui entraîne l'ensemble de l'organe, le point de bifurcation restant immobile, on observera un mouvement et l'on pourra croire à tort qu'il a pris naissance simultanément dans les deux branches.

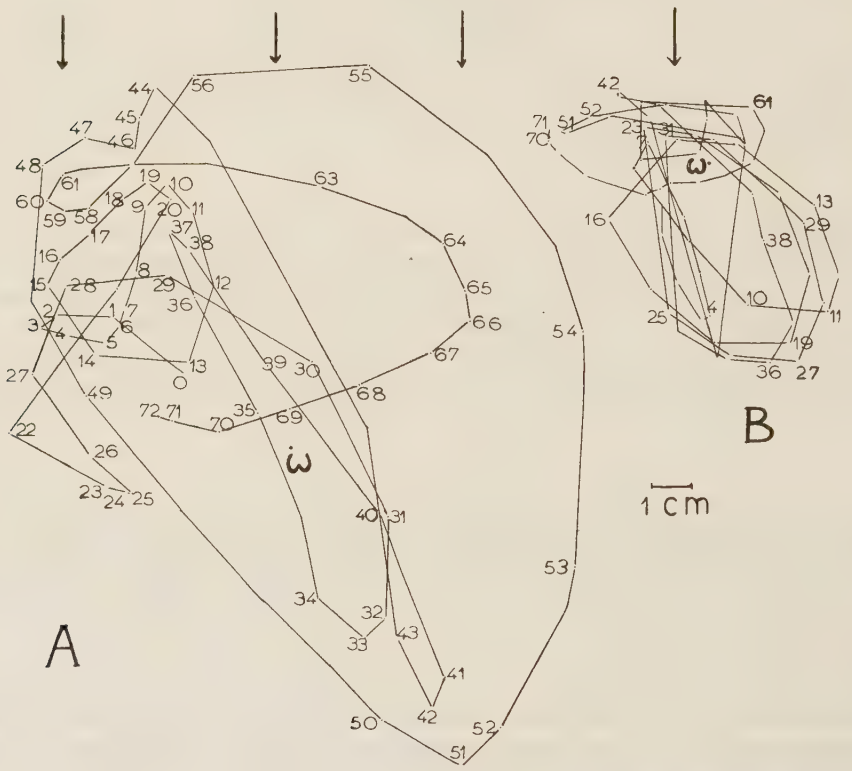


Fig. 32 : *Cyclanthera explodens*. Projection horizontale du mouvement des deux branches d'une vrille. A : grande branche; B : petite branche. Dans chacune des projections ω représente le point de bifurcation de la vrille, pris comme origine des coordonnées dans la fig. 34. Observations toutes les 5 minutes. Les flèches indiquent l'orientation de la lumière, comme dans diverses autres figures.

Désirant isoler le mouvement de chaque ramification, nous avons employé un artifice : au lieu de fixer la vrille à sa base, nous l'avons immobilisée à son point de bifurcation. Cette méthode a des inconvénients : nous n'avons pas pu observer le mouvement de la région basilaire de la vrille; il est possible aussi que la légère pression exercée sur la partie inférieure de la vrille pour l'immobiliser ait eu des répercussions sur les mouvements de l'organe; quoi qu'il en soit, nous avons fait une dizaine d'observations dont voici quelques résultats :

Nous avons toujours vérifié la loi énoncée par A. TRONCHET et Mme J. TRONCHET exprimant la concordance au moins approximative dans le temps des variations de la cote de hauteur, de rayon efficient et de vitesse. On peut en voir un exemple dans la figure 34. Les mesures n'ayant été faites en général que toutes les cinq minutes, nous n'affirmons cette concordance qu'avec cette approximation.

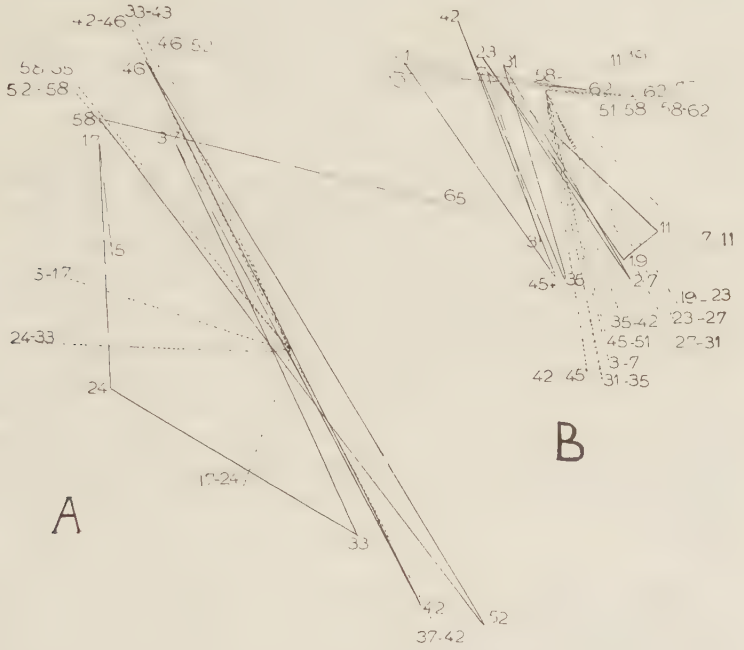


FIG. 33 : Lignes d'infléchissement (traits pleins) et traces d'infléchissement (pointillés) de la vrille étudiée dans la figure 32.

Les figures 32, 33 et 34 se rapportent à une vrille double dont les deux branches, grande (A) et petite (B), étaient bien vigoureuses. Les cotes de hauteur et les vitesses de chaque branche variaient régulièrement, mais leurs premières oscillations avaient des rythmes bien différents, comme si chaque branche avait un automatisme indépendant; c'est ainsi que le premier minimum de cote de hauteur de A correspond à un maximum pour B. Mais rapidement est apparu un parallélisme très net entre les deux mouvements, surtout à partir de la mesure 30. On remarque aussi ce parallélisme dans les modifications de la « ligne d'infléchissement » (fig. 16); en A ces lignes restent sensiblement parallèles entre elles jusqu'à la mesure 58, en B jusqu'à 51; puis elles changent d'orientation et les lignes 58-65 de A et 51-62 et 62-70 de B sont elles aussi à peu près parallèles.

En réalité, entre les deux courbes obtenues (fig. 34, C), il y a un décalage fréquent de 5 minutes, mais les mesures ont été faites précisément à des intervalles de 5 minutes; le temps n'étant précisé qu'à 5 minutes près, un décalage de 5 minutes n'est pas significatif : il faudrait faire des observations comportant des mesures plus rapprochées pour préciser ce décalage s'il y a lieu; ces études de

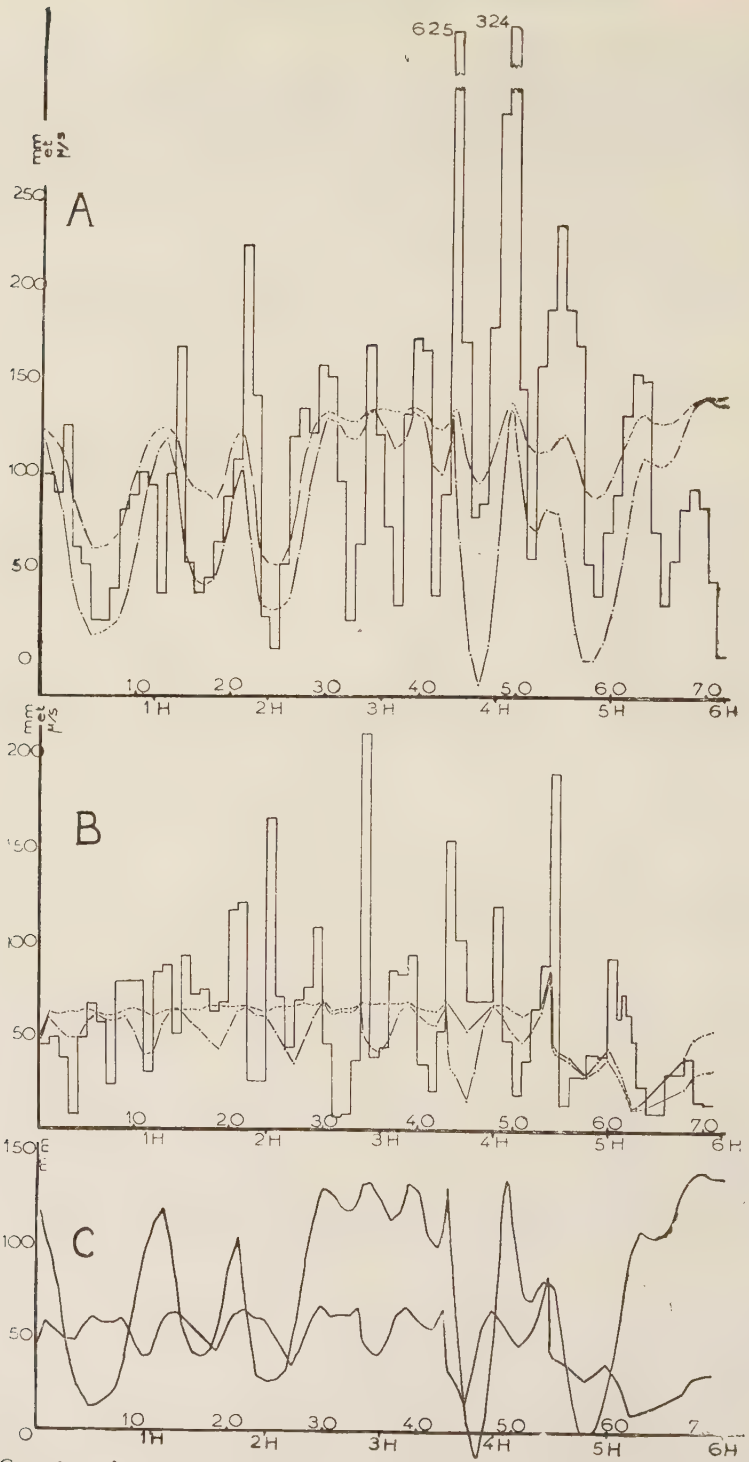


FIG. 34 : Caractères du mouvement de la vrille étudiée dans les figures 15 et 16. A : grande branche; les courbes en escalier représentent la vitesse en microns par seconde; les deux autres : la supérieure, le rayon efficient et l'inférieure, la cote de hauteur, mesurés en mm à partir de la bifurcation de la vrille. B : petite branche (mêmes remarques). C : superposition des cotes de hauteur des deux branches.

vrilles doubles dont les branches ont des mouvements synchrones ou totalement indépendants pourraient fournir des suggestions intéressantes sur les conditions dans lesquelles se déclenchent et se transmettent les inégalités de croissance qui se manifestent par le mouvement révolutif.

Les vrilles du *Lagenaria vulgaris* sont ordinairement bifurquées; nous avons observé le mouvement révolutif d'exploration de quelques vrilles de cette espèce dont nous avions immobilisé la partie inférieure (jusqu'à la bifurcation) entre deux demi-cylindres de moelle de sureau, comme nous l'avions déjà fait dans nos observations antérieures portant sur le *Cyclanthera explodens*. La figure 35 représente les variations des grandeurs V, vitesse moyenne, H, cote de hauteur, R, rayon efficient, et R' (OS'), projection horizontale du rayon efficient. En B (grande branche) on voit qu'à partir de l'intervalle 11-12, H est resté à peu près constant, avec une valeur d'environ 145 mm, et que R' est toujours resté faible par rapport à H; corrélativement R (hypoténuse du triangle rectangle qui a pour autres côtés H et R') a lui-même peu varié et s'est maintenu à une valeur voisine de celle de H; la courbe des variations de R, si nous l'avions représentée, serait presque confondue avec celle de H; la grande vrille n'a pratiquement pas changé de courbure (constance relative de R), elle est restée presque verticale (petitesse de R'), les déplacements de son extrémité à partir de la position 12 se situent sensiblement dans un même plan horizontal (constance relative de H). En somme le mouvement de la vrille s'est traduit par des variations de R' et de V et presque pas de R ni de H. Pour cette raison, contrairement à l'habitude, nous avons représenté sur le graphique les variations de H, V et R' au lieu de H, V et R.

La figure 35 représente en A le mouvement de la petite branche de la même vrille. La nutation ayant été, ici, assez active, nous avons pu représenter, comme d'habitude, les variations de R, H et V et nous avons ajouté R' pour permettre une comparaison éventuelle des deux branches de la vrille. L'étude de cette figure montre que H varie beaucoup, au cours de chacune des premières révolutions, entre une valeur faible (position presque horizontale du rayon efficient) et un maximum approchant la valeur de ce rayon efficient (position presque verticale de la vrille); R' a des variations opposées à celles de H. La nutation de cette branche de la vrille évoque un mouvement pendulaire qui s'effectuerait dans un plan vertical de part et d'autre d'une position moyenne inclinée d'environ 45° sur le plan horizontal, alors que dans la plupart des observations les vrilles sont disposées de telle sorte qu'elles nutent, entre deux positions extrêmes, à peu près symétriquement par rapport à un axe vertical. Les deux positions extrêmes, qui correspondent normalement, pour chaque révolution, à deux minimums de cote de hauteur, sont ici représentées alternativement par un minimum et par un maximum de hauteur.

Le graphique relatif à la petite vrille montre une concordance des variations du rayon efficient et de la vitesse, comportant deux minimums par révolution, et des variations régulières de la cote de hauteur, à rythme deux fois plus lent, les minimums de vitesse correspondant alternativement à un minimum ou à un maximum de cote de hauteur; il n'y a rien là que de conforme aux résultats obtenus dans toutes les vrilles déjà observées, concordance approximative des

variations des grandeurs V, R et H, dans le cas très particulier où un « point d'infléchissement » sur deux se trouve « escamoté » c'est-à-dire qu'il ne se manifeste plus par une baisse de cote de hauteur, mais seulement par sa position sur la trajectoire et par les minimums de R. et de V.

La grande vrille, pendant ce temps, était dressée, presque en repos, quoique animée d'une vitesse variable non négligeable : cette vitesse était faible et sans rythme apparent, et la comparaison de H et de V donne peu d'indications : minimum de vitesse et de hauteur en 4, maximum de vitesse et légère remontée de la hauteur en 7, oscillations peu régulières de R'.

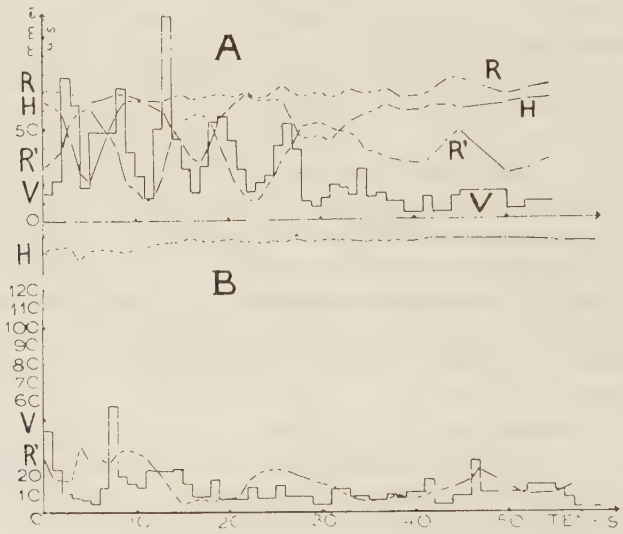


FIG. 35 : Vrille bifurquée de *Lagenaria vulgaris;* variations de la cote de hauteur H, du rayon efficient R, de la composante horizontale R' du rayon efficient et de la vitesse V. A : petite branche; B : grande branche. Le temps est mesuré en intervalles de 5 minutes.

Mais comme, au cours de cette observation, les deux trajectoires ont changé d'orientation par rapport à ω, et de façon différente pour les deux branches, un parallélisme entre les deux mouvements ne se traduirait pas forcément par un parallélisme des variations de R ni de R'. Dans le cas présent, on ne voit pas de concordances entre les mouvements des deux branches dans les fluctuations de la vitesse, beaucoup plus vives en A qu'en B, ni de la cote de hauteur, ni de R, ni de R'. Les graphiques font surtout ressortir qu'à une phase de repos de la branche principale de la vrille correspondent successivement une phase de grande activité et une phase de repos de la petite branche; ce résultat est analogue à celui obtenu par A. TRONCHET et Mme J. TRONCHET (1950 et 1951) chez le *Cyclanthera pedata* et par nous-même chez le *Cyclanthera explodens.*

III. — CONCLUSION

Les observations que nous venons de décrire concernent le mouvement d'exploration libre de diverses tiges volubiles, de la fronde volubile d'un *Lygodium*, la circumnutation d'une tige non volubile et celle de quelques vrilles. Dans les chapitres ultérieurs sont relatées d'autres observations du même type au cours desquelles nous avons cherché à modifier le mouvement par diverses techniques expérimentales. Enfin ces observations sont à rapprocher de celles relatives aux vrilles, que nous avons décrites dans le chapitre précédent.

De cette première confrontation, il semble résulter que la nutation révolutive des vrilles a des caractères beaucoup plus constants que celle des tiges ou des organes volubiles. Ainsi chez les vrilles, la vitesse atteint régulièrement une valeur maximale deux fois par révolution (et deux fois une valeur minimale), coïncidant le plus souvent avec les valeurs extrêmes du rayon efficient et souvent avec celles de la cote de hauteur. La trajectoire est le plus souvent allongée. Au contraire, dans les observations relatives aux organes volubiles que nous venons de rapporter, ces variations paraissent souvent irrégulières.

Cependant les organes de natures diverses étudiés dans les premières pages de ce chapitre se distinguent des vrilles par une trajectoire généralement presque circulaire (vue en projection sur un plan horizontal) et des variations de vitesse (atteignant rarement le rapport de 1 à 4) beaucoup plus faibles que chez les vrilles où des phases de grande vitesse alternent avec des vitesses presque nulles. Ces variations *relatives* de la vitesse des tiges volubiles ont peut-être une amplitude d'autant plus faible que la période du mouvement est plus longue; leur amplitude relative pourrait être fonction de la rapidité même (c'est-à-dire de la fréquence) de la circumnutation; mais ces variations de la vitesse paraissent particulièrement amplifiées lorsque la tige est orientée de telle sorte que la trajectoire soit très inclinée, et que, par suite, les variations de la cote de hauteur soient très grandes. Dans les cas les plus favorables, où les oscillations de la vitesse sont importantes, ces oscillations paraissent régulières. Si l'on tient compte de l'ensemble de nos relevés (y compris ceux des nombreuses observations dont nous n'avons pas ici reproduit les graphiques) on peut dire qu'*il y a en général chez les tiges volubiles un maximum et un minimum très marqués de vitesse* (accompagnés parfois d'un autre maximum et d'un autre minimum généralement moins accentués) *par période et que ces valeurs extrêmes coïncident sensiblement avec celles de la cote de hauteur de l'apex*. Dans des chapitres ultérieurs, nous essaierons d'analyser les phénomènes qui régissent ces caractères du mouvement révolutif.

Chapitre V

LES MOUVEMENTS REVOLUTIFS ET LA TEMPERATURE

I. — LA NOTION DE COEFFICIENT THERMIQUE

L'étude de l'influence de la température sur les phénomènes physiologiques peut aider à interpréter leur mécanisme et on sait que de très nombreux travaux ont été consacrés à cette question (cf. F.W. Went 1953).

Certaines réactions chimiques, certains phénomènes physiques et, dans une certaine mesure, certains phénomènes biologiques sont animés d'une vitesse qui est une fonction exponentielle de la température, du type :

$$v = a\,\theta$$

$$\text{ou } \log v = \theta \log a$$

On caractérise souvent à la suite de Van't Hoff (voir également, entre autres, Emschwiller 1951 et Christophersen 1955) la relation de la vitesse à la température par le « coefficient thermique » (ou, en biologie surtout, « Q_{10} ») ; le Q_{10} est le rapport des vitesses auxquelles s'effectue le phénomène étudié à deux températures $\theta + 10$°C et θ°C. On a :

$$\log v = \theta \log a$$
$$\log v' = (\theta + 10) \log a$$
$$\log Q_{10} = ((\theta + 10) - \theta) \log a = 10 \log a$$

Van't Hoff a montré que pour les réactions chimiques, au voisinage de la température ordinaire, une élévation de 10°C suffit souvent à doubler approximativement la vitesse d'une réaction chimique, c'est-à-dire que le Q_{10} est dans ce cas égal à 2. Il est classique d'exprimer par le Q_{10} l'influence de la température sur un phénomène biologique; on sait (voir par exemple Miller 1938) que le Q_{10} est de 1 à 1,5 pour les réactions physiques, de 2 ou 3 pour les réactions chimiques et cette notion peut aider à analyser les phénomènes qu'on étudie. C'est ainsi que Rufelt (1954) a pu observer un Q_{10} très voisin de 1 pour certaines réactions géotropiques (voir aussi Rutgers 1912). On doit pourtant toujours se rappeler l'extrême complexité des réactions chimiques et à fortiori celle des phénomènes biologiques : le Q_{10} ne saurait, à lui seul, en rendre compte.

Mais le coefficient thermique n'a évidemment de sens que si la relation $\log v = \theta \log a$ est vérifiée et sa détermination n'est possible, directement, que si on dispose de mesures effectuées à des intervalles de 10° : or, il arrive souvent,

en chimie et surtout en biologie, que des expériences publiées donnent des mesures faites sous des intervalles de température qui ne sont pas de 10°.

Si la relation entre la vitesse de réaction et la température est exactement exponentielle mais si on ne connaît la vitesse du phénomène (soit ω et ω') qu'à deux températures qui diffèrent de $\Delta\theta$ et non de 10°, on peut calculer indirectement le vrai Q_{10} :

$$\log \frac{\omega}{\omega'} = \Delta\theta \log a$$

$$\text{comme } \log Q_{10} = 10 \log a$$

$$\text{on a : } \frac{\log Q_{10}}{\log \frac{\omega}{\omega'}} = \frac{10 \log a}{\Delta\theta \log a} = \frac{10}{\Delta\theta} \quad :$$

$$\text{d'où : } \log Q_{10} = \frac{10}{\Delta\theta} \log \frac{\omega}{\omega'} \quad :$$

Ce mode de calcul donne le Q_{10} réel; il faut bien se garder de le confondre avec le nombre démuni de sens que donnerait la simple extrapolation ou interpolation :

$$\frac{10}{\Delta\theta} \times \frac{\omega}{\omega'}$$

Mais, plus souvent encore, les phénomènes biologiques sont complexes, ne s'effectuent que dans des intervalles de températures très limités et peuvent manifester un optimum très net, même si cet optimum est variable et difficile à mesurer, quand la relation de la vitesse à la température n'est pas exponentielle dans un intervalle de 10°; la définition du Q_{10} n'est plus entièrement légitime et ne permet pas de caractériser la relation de la vitesse à la température : si cette relation se traduit graphiquement par un tracé ascendant puis descendant, une même vitesse pourra se manifester sous deux températures différant de 10°, choisies de part et d'autre de l'optimum, ce qui conduirait à considérer le Q_{10} comme égal à 1, dans tout l'intervalle de températures envisagé, comme si la vitesse y était constante (pour cette raison, les physiologistes cherchent souvent à tracer avec précision, degré par degré parfois, la courbe des variations étudiées, sans se préoccuper du Q_{10} lui-même : voir par exemple PILET et WENT 1956). Bien que, dans ce cas, la vitesse et la température ne soient pas reliées par un Q_{10} constant, la relation $\log v = \theta \log a$ est en général vérifiée approximativement dans des intervalles de température courts, de quelques degrés, et en particulier en dessous de la température optimale : à titre de base de comparaison, on peut attacher de l'intérêt à déterminer un coefficient de température; on pourrait, nous semble-t-il, appeler *coefficient thermique équivalent* ou Q_{10} *équivalent*, pour un intervalle donné de températures, le coefficient calculé suivant la formule de VAN'T HOFF

quand il est clair que ce « Q_{10} » ne serait pas valable pour un intervalle de 10°C.

Lorsqu'on dispose de la courbe des variations de la vitesse en fonction de la température, courbe tracée point par point, on peut en effet chercher quelles courbes exponentielles se superposeraient approximativement — pour chaque intervalle de température considéré — à la courbe expérimentale et quels seraient les Q_{10} qui caractériseraient ces courbes : ceci permet de définir une série de Q_{10} équivalents qui correspondraient à la formule établie ci-dessus, c'est-à-dire

$$\log Q_{10} = \frac{10}{\Delta\theta} \log \frac{\omega}{\omega'}$$

Dans le cas particulier où $\log v = \theta \log a$, on obtient le vrai Q_{10} même s'il n'est pas calculé d'après des intervalles de 10° ; dans le cas, plus général en biologie, où la relation exponentielle simple n'est pas vérifiée entre température et vitesse (Q_{10} très variable) ce mode de calcul permet de déterminer les variations du Q_{10} équivalent en fonction de la température; ainsi, un optimum de température se manifeste par un Q_{10} équivalent égal à 1 pour un intervalle de températures généralement inférieur à 10°, alors que des mesures faites de 10 en 10°, pour déterminer un « vrai » Q_{10} ne donneraient qu'un coefficient grossier et alors que, surtout, ce vrai Q_{10} ne s'appliquant pas à une fonction exponentielle n'aurait pas toute sa signification physique.

II. — TEMPERATURE ET CIRCUMNUTATION

Il est bien connu que les mouvements révolutifs des tiges volubiles et des vrilles varient avec la température; c'est même un sujet d'expérience (n° 166) proposé aux étudiants des laboratoires par LOOMIS et SHULL (1937). Dès 1843, DUTROCHET remarquait que les mouvements de la tige et des vrilles d'un même individu de *Pisum sativum* sont sensibles à la température; voici ses résultats :

température	période	amplitude
—	—	—
24°	80 min	
24°	85	10 cm
16	165	
11	235-255	
7 1/3 - 8	430	
6-7	495	
5 3/4 - 6 1/3	555	3 cm
5, 5-6, 5 (?)	640	
»	660	1 cm

La relation entre la température et la période, d'après ces données, peut s'exprimer par un graphique d'une grande régularité. Le coefficient thermique qu'on calcule d'après les divers intervalles de température est approximativement de 2,5 entre 24 et 16°C, 2,9 entre 16 et 11°, 5,3 entre 11 et 7° 1/3 et sans doute 8,6 entre 7 1/3 et 6°. En réalité, ces chiffres sont entachés d'une grave cause d'erreur : le vieillissement de la plante au cours d'une expérience de trop longue durée.

L'influence de la température sur la période du mouvement révolutif a été également remarquée par DARWIN qui a noté les périodes extrêmes suivantes sous des températures froides et chaudes non précisées.

Lygodium scandens	6 h 15	5 h
Lapageria rosea	15 h 30	8 h 40
Clematis montana	5 h 10	4 h 20
Sollya drummondii	8 h	4 h 25
Thryallis brachystachis	20 h env.	12 h
Passiflora quadrangularis (vrilles)	3-4 h	2 h 22
Loasa aurantiaca	2 h 35	1 h 41
Combretum argenteum	2 h 55	2 h 20
Tecoma jasminoïdes	8 h 30	6 h 30
Lecontea sp.	7 h 20	6 h 08

PENHALLOW (1886 a et b) a cherché l'optimum de température pour la circumnutation des vrilles. E.A. SIMONS (1898) a observé chez diverses espèces, en Pennsylvanie, des périodes beaucoup plus brèves que celles déterminées par C. DARWIN en Angleterre : selon cet auteur, l'influence de la température était en cause.

En 1953, nous avons publié une première étude sur le cas de la Cuscute : nous y revenons un peu plus loin. Plus récemment, C. ARNAL (1956 b) observait les coléoptiles de *Triticum* et concluait (1956 c) : « l'élévation de la température diminue la durée de la période de nutation mais à toute température la période reste proportionnelle au temps de courbure phototropique c'est-à-dire à l'inverse de la vitesse de circulation de l'auxine »; ce résultat est à rapprocher des observations de MAILLEFER (1913) sur la nutation des coléoptiles d'*Avena* : les mouvements, mesurés d'après des projections latérales, étaient animés de vitesses très variables; les vitesses linéaires moyennes suivantes, en mm/heure, sont établies d'après les tableaux publiés par MAILLEFER :

14°C :	0,35	18°C :	0,80	22°C :	0,84
15	0,56	19	0,65	23	0,64
16	0,73	20	0,71	24	0,80
17	0,54	21	0,87	25	0,78

L'irrégularité des résultats est peut-être partiellement imputable au mode d'observation très particulier de MAILLEFER; il semble bien qu'on puisse pourtant en conclure que le Q_{10}, entre 14 et 20°, est supérieur à 2.

DUTROCHET et DARWIN ont surtout considéré la période du mouvement et non pas sa *vitesse;* nous avons opéré comme eux.

En effet, la méthode des projections orthogonales permet de déterminer la vitesse moyenne du sommet d'une tige volubile au cours d'un intervalle de temps donné, 5 minutes par exemple : on pourrait songer à déterminer la vitesse de circumnutation d'une tige qui serait soumise à des températures diverses, mais, d'un intervalle de 5 minutes au suivant la vitesse se révèle déjà très capricieuse lorsque la température est constante : à température variable, les résultats seraient difficiles à interpréter.

Une série d'expériences porte sur l'*Ipomaca coccinea*. Nous avons détaché de la plante des tiges d'aspect semblable et nous les avons observées sous des températures variées. Nous avons obtenu les résultats suivants :

température	période	Q_{10} équivalent
20°C	163 min	
		2,65
25	100	
		1,27
27	95	
		0,84
30	100	
		0,125
32	250	

On voit que l'optimum de température se situe entre 25 et 30°, la fréquence diminuant rapidement au-dessus de 30°; on voit d'autre part comment le Q_{10} diminue régulièrement entre 20 et 32°.

LES CAUSES D'ERREUR DANS LA DETERMINATION DU Q_{10} DES PERIODES

Cette dernière expérience sur l'*Ipomaca* donne un résultat comparable à ceux obtenus par les auteurs précédents et permet en outre de chiffrer l'action de la température; mais la méthode employée présente le défaut grave de ne pas tenir compte des variations individuelles entre les tiges étudiées (et ces variations sont considérables : la période varie souvent du simple au double, d'une tige à une autre de la même espèce). On pourrait imaginer de multiplier les expériences pour éliminer statistiquement ces écarts individuels et établir, pour chaque température considérée, la vitesse moyenne du mouvement : les observations sont trop longues pour se prêter à des études statistiques simples. Aussi avons-nous préféré étudier *individuellement* le comportement de tiges volubiles soumises successivement à diverses températures, de façon à déterminer directement pour chacune l'influence de la température sur son mouvement. Mais, la détermination de la période du

mouvement d'une tige volubile demande plusieurs heures et on ne peut songer à répéter souvent cette détermination sous une gamme de températures variées pour une même tige détachée de la plante.

ETUDE PARTICULIERE DE LA CUSCUTE

Nous avons donc étudié le mouvement d'une série de tiges de *Cuscuta odorata* Ruiz et Pav. selon la méthode habituelle dans une atmosphère maintenue à 23°C à 1° près. Après un délai d'une heure, la circumnutation avait un cours très régulier et nous avons considéré comme éliminées les perturbations dues à la mise en train de l'expérience; nous avons alors observé chacune de ces tiges pendant deux révolutions pour déterminer leur période que nous appellerons $T_{23°}$. Nous n'avons retenu que les échantillons à révolution relativement rapide (période comprise entre 85 et 110 min.) de façon à opérer sur un matériel homogène; nous les avons transportés, avec précaution, dans une glacière ou dans une étuve suivant les cas, dont la température était réglable à 1°C près et nous avons de nouveau mesuré leur période, $T_t°$, sous une température t différente de 23°C. Nous avons enfin calculé pour chaque tige le rapport R des deux périodes observées, d'une part à la température t° et d'autre part à 23°, soit

$$R \quad \frac{T_t°}{T_{23°}}$$

En répétant l'expérience sur un matériel relativement homogène, nous avons constaté que, pour une température t donnée, R varie très peu d'une tige à une autre, beaucoup moins que la valeur absolue de la période. Nous considérons donc que R, le nombre par lequel, dans chaque cas, le changement de température fait multiplier la fréquence du phénomène, est à peu près indépendant, dans nos conditions d'expérience, des variations individuelles. Nous avons donc cherché à étudier les variations de R en fonction de t.

Les résultats sont consignés dans le tableau reproduit un peu plus bas.

On voit que les variations de l'amplitude en fonction de la température sont très irrégulières. Comme le montre la fig. 36 A, l'amplitude semble en général plus grande à 23°C qu'à toute autre température; ceci pourrait laisser penser que 23°C est une température optimale mais les variations observées de l'amplitude résultent peut-être simplement du vieillissement de la tige (ou de facteurs divers, d'ordre traumatique) au cours de l'expérimentation; l'irrégularité des variations de l'amplitude nous paraît militer en faveur de cette deuxième interprétation.

En revanche, les variations de la période du mouvement révolutif en fonction de la température sont assez régulières. Les figures 36 B, C et D montrent que le coefficient thermique correspondant est supérieur à 2 entre 2 et 23°C environ. Le Q_{10} a d'abord une valeur très forte, voisine de 9 ou 10 à 2°; il diminue quand la température s'élève, rapidement d'abord, puis plus lentement; il est voisin de 2 à 23°; il diminue encore, jusqu'à 1 vers 32-33°, température optimale (bien entendu, ceci ne signifie pas que l'optimum de température se

maintiendrait longtemps sans changement : il s'agit d'un optimum pour une durée d'une, deux ou trois périodes) ; aux températures supérieures, il diminue encore, mais il devient difficile à déterminer parce que la chaleur excessive perturbe l'activité des tiges en les lésant progressivement; la vitesse du mouvement peut d'abord être normale mais diminue et s'annule parfois avant qu'une révolution ait été achevée et on ne peut plus mesurer la période de manière significative.

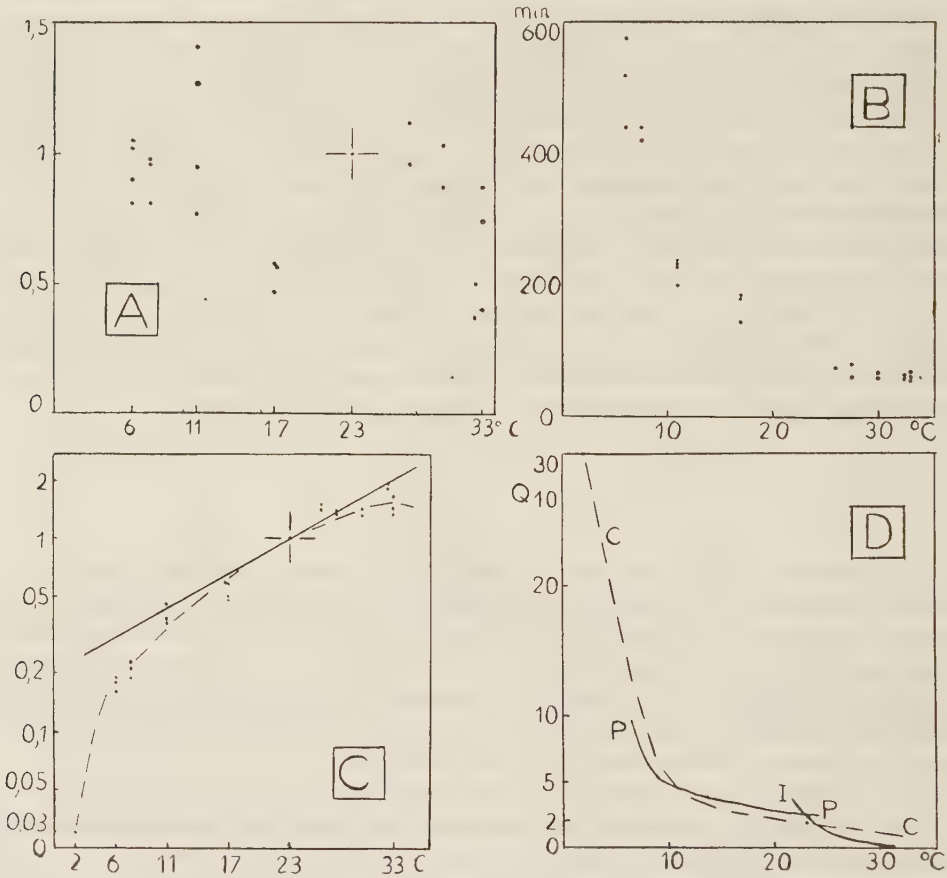


Fig. 36 : Influence de la température sur la circumnutation de la tige de Cuscute. En abscisses, la température. En ordonnées : A, variations du coefficient par lequel est multipliée l'amplitude du mouvement d'une tige observée à 23°C quand on la soumet à une autre température. B : Périodes observées pour diverses tiges. C : (points et ligne interrompue) coefficient déterminé comme pour A relatif à la période. La ligne droite s'appliquerait au cas où le Q_{10} serait égal à 2. D : (ligne interrompue) variations approchées du coefficient thermique. Lignes pleines : même phénomène pour le *Pisum salivum* (P), selon Dutrochet et pour l'*Ipomaea coccinea* (I).

Dans notre figure 36 D, où nous avons représenté de manière approchée les variations du « Q_{10} équivalent » en fonction de la température, nous avons également tracé les courbes plus partielles relatives à l'*Ipomaea coccinea* et au *Pisum sativum*. Une certaine similitude de comportement ressort de la comparaison de ces courbes, montrant une relation très nette entre la température, d'une part, et, d'autre part, la période du mouvement et le Q_{10}.

N°	Période à 23°C en minutes	Amplitude moyenne à 23°C en mm	Température étudiée en °C	Nouvelle période en minutes	Nouvelle amplitude moyenne en mm	Rapport des fréquences	Rapport des amplitudes
1							
2	90 environ			3.000 environ		0,03	
3							
4							
5	92	59	6	580	60	0,16	1,02
6	92	75	6	520	79	0,18	1,05
7	90	65	6	480	53	0,19	0,81
8	92	81	6	480	73	0,19	0,90
9	90	57	7,5	480	55	0,19	0,96
10	88	58	7,5	420	47	0,21	0,81
11	95	60	7,5	420	58	0,23	0,97
12	92	93	11	200	89	0,46	0,95
13	88		11	230	62	0,38	0,77
14	89	58	11	238	82	0,37	1,41
15	86	58	11	235	74	0,37	1,27
16	83	55	17	143	71	0,58	1,29
17	85	56	17	147	75	0,58	1,34
18	85	73	17	180	65	0,47	0,89
19	102	69	26	70		1,45	1,45
20	105	58	26	70		0,67	1,5
21	110	52	27,5	80	50	1,37	0,96
22	90	58	27,5	65	81	1,38	1,12
23	85	76	30	60	66	1,42	0,87
24	85	68	30	65	70	1,31	1,03
25	113	58	32,5	60	29	1,82	0,5
26	113	53	32,5	62	20	1,82	0,37
27	95	58	33	67	43	1,42	0,74
28	85	56	33	63	49	1,35	0,87
29	98	53	33	58	40	1,69	0,40

III. — INTERPRETATION DES RESULTATS

Il convient sans doute de rapprocher les résultats précédents de ceux qui concernent l'action de la température sur les rythmes endogènes en général. Des données sur ce sujet ont été rassemblées par BÜNNING (1956 a), BÜNNING et LEINWEBER (1956), BRUCE et PITTENDRIGH (1956) ; nous en avons relevé dans d'autres publications.

RYTHMES QUOTIDIENS : la température agit souvent très peu sur la période des phénomènes à rythme journalier endogène étudiés en conditions uniformes, aussi bien chez les animaux que chez les végétaux, comme en témoignent les Q_{10} suivants :

Animaux :

— Recherche de nourriture par les Abeilles : 1 (WAHL 1932 et KALMUS 1934) ; d'après FREDERICQ (1949) pourtant, dans ce cas, le rythme serait fonction de la température.

— Variation pigmentaire diurne du crabe *Uca* : 1 entre 6 et 26°C (Brown et Webb 1948, Brown et coll. 1953).
— Rythme du mollusque *Venus* : indépendant de la température (Brown et Webb 1948, cités par Bruce et Pittendrigh 1956).
— Rythme de l'éclosion d'une sauterelle : supérieur à 3 selon Kalmus (1938) critiqué cependant par Pittendrigh (1954).
— même phénomène chez la Drosophile : de 1,1 à 1,25 selon Bünning (1935) (30 h à 10°, 24 h à 20°, 22 h à 30°) ; selon Pittendrigh (1954) $Q_{10} = 1$ entre 16 et 26° pour le *D. pseudoobscura* Sturtevant. Voir aussi Brett (1955).
— émergence de quelques Chironomides : $Q_{10} = 1$ (Palmen).

Végétaux :

— Phototactisme de l'*Euglena gracilis*, très voisin de 1 entre 16,7 et 33°C (Bruce et Pittendrigh 1956).
— Cycle de la sporulation de l'*Oedogonium cardiacum* : 0,8 (la période est de 20 h à 17,5° et de 25 h à 27,5° : Buhnemann 1955).
— Formation des sporangiophores du *Pilobolus* : 1,5 (la période est de 24 h entre 20 à 25°, à 22° notamment, et de 36 h à 15°) : Uebelmesser (1954).
— Guttation de tiges décapitées d'*Helianthus* : 1 (période de 24 h entre 15 et 30°C : Grossenbacher 1939) ; le taux de l'exsudation dépend de la température.
— Rythme de l'allongement des coléoptiles d'*Avena* : 1 (période de 24 h entre 16 et 28° : Ball et Dyke 1954) ; rythme indépendant de l'heure; la vitesse de croissance varie de 0,5 mm à 1 mm par jour avec un maximum quotidien. La vitesse dépend de la température mais non le rythme de ses variations.
— Les mouvements de veille et de sommeil des feuilles de *Phaseolus* ont un rythme endogène étudié par E. Bünning (1932) qui a établi un Q_{10} de 1,2 : la période serait de 29 h 7 à 15°C et seulement de 19 h à 35°C; mais cette question a été abordée de nouveau, dans d'autres conditions expérimentales sous la direction de Bünning par F.J. Leinweber qui conclut que la période ne dépend pas de la température.

Rythme de marées (rythme lunaire). Une activité du mollusque *Mytilus* est liée à la périodicité des marées selon un rythme endogène indépendant de la température (Rao 1954) ; il en est de même du rythme (période = 12 h 4) des variations pigmentaires du crabe *Uca* (Brown et coll. 1953) et du cycle de la reproduction de l'*Halicystis ovalis* (Hollenberg 1936).

Rythmes annuels : les données sont peu nombreuses; pour les variations périodiques annuelles du pouvoir germinatif des graines, E. Bünning (1956 a) rapporte que le rythme a une période de 12 mois même si on traite les semences par des températures allant de — 22°C à + 45°C (E. Bünning et L. Müssle 1951), notion qui semble confirmée par Ruge et Liedtke (1951).

La faiblesse des coefficients thermiques dans de tels cas pose des problèmes physiologiques qui ne sont pas résolus; selon Bünning (1956 a), elle signifierait que ces rythmes endogènes résultent de l'*interaction de plusieurs processus* doués chacun d'un Q_{10} différent; Leinweber (1956) voit là l'action d'un *mécanisme régulateur* (1) qui se manifesterait par exemple de façon spectaculaire au cours de l'expérience suivante : si on refroidit à 0° un pied de *Phaseolus*, ses mouvements s'arrêtent complètement; si on le ramène ensuite à une température favorable, ils reprennent, avec un retard à peu près égal à la durée du refroidissement, mais, par la suite, le mouvement s'accélère

(1) Plusieurs hypothèses ont été proposées pour rendre compte de l'action de ce régulateur et de son indépendance de la température. Pour les uns, le phénomène rythmé régulateur serait d'origine externe et entraînerait directement les variations biologiques périodiques; il ne s'agirait pas alors d'un rythme endogène. D'autres (voir Hull, Went et Yamada) considèrent le phénomène régulateur comme une sorte d' « Horloge interne » sur laquelle l'organisme réglerait son activité (hypothèse formulée notamment pour les Abeilles).

et le retard tend à être comblé. BRUCE et PITTENDRIGH (1956) rapportent d'autres interprétations : contrôle de la période, quelle que soit la température, par un *facteur externe inconnu* de période diurne (explication insuffisante parce que les rythmes endogènes diurnes ont souvent une période constante qui n'est qu'approximativement de 24 h) ; périodicité endogène liée à un processus interne physique (cf. BÜNNING 1948 b) relativement indépendant de la température (les auteurs considèrent cette explication comme contradictoire avec le fait que le rythme endogène diurne se maintient même si l'Euglène se divise plus d'une fois par jour).

Mais on ne peut s'empêcher d'être frappé du fait que ces rythmes à peu près indépendants de la température sont ceux qui, dans la nature, se synchronisent (ASCHOFF 1954 commente ce phénomène) avec les variations du milieu : grâce au faible Q_{10}, ce synchronisme se maintient, dans les conditions naturelles, d'un jour à l'autre, même si la température varie; ce facteur rend plus efficace encore l'adaptation de la plante au milieu, comme l'ont souligné BÜNNING et LEINWEBER (1956).

Au contraire, les rythmes endogènes non susceptibles d'être synchronisés avec les variations du milieu semblent avoir, d'une manière générale, une période très variable :

— H. PRECHT signale, sans autres détails, une relation, chez les êtres vivants, entre température et vitesse de mouvement, fréquence éventuellement si le mouvement est périodique. FREDERICQ indique une influence notable de la température sur la fréquence des contractions cardiaques; il en est de même du rythme respiratoire (Q_{10} voisin de 2 chez la Carpe selon MEUWIS et HEUTS) ; les données publiées par F.E. LUTZ (1938) permettent d'attribuer un Q_{10} de l'ordre de 2,8 à la fréquence de la stridulation de certains insectes (voir aussi MATTHEWS 1942, et ZIPPELIUS 1949, cité par PRECHT). Nous n'entrerons pas dans les détails bibliographiques de ces questions zoologiques.

— Les mouvements du gymnostème du *Stylidium adnatum* ont une période de 85 à 90 s à 35°C et de 3 à 4 min à 28-30°C d'après KABSCH (1861) (cité par HOSSEUS 1903), ce qui donnerait un Q_{10} de 2,9 à 5,6; selon HOSSEUS, la période est de 12 min à 16°, 7 min 30 s à 24°, 6 min à 26°, 2 min à 30° et 6 min à 35° ($Q_{10} = 3$ entre 16 et 26° et 6,7 entre 26 et 30°C).

— Les folioles du *Desmodium gyrans* sont animées d'un mouvement autonome dont la période selon KABSCH (1861) cité par SACHS (1874) varie avec la température; selon HOSSEUS (1903) cette variation est assez régulière : les périodes observées par cet auteur vont de 7 min à 16° à 30 ou 50 s de 32 à 36° et donnent un Q_{10} de 3,8 entre 16 et 26° et de 4,1 entre 26 et 36°C. BOSE (1918 d) ne précise pas les périodes.

— Les Oscillaires ont des mouvements dont le Q_{10} est supérieur à 2 selon G. SCHMID (1918) et G.M. SMITH (1950) ; il faut noter ici que HANSGIRG (1887) suggère une sensibilité différente à la température des diverses espèces, selon l'écologie propre à chacune.

— Les cycles de vieillissement et de rajeunissement du *Lemna minor* selon ASHBY et WANGERMANN, cités par BÜNNING, ont une période de 73 jours à 20°C et de 40 jours à 30° ($Q_{10} = 1,85$).

— De même encore avons-nous pu montrer que certains rythmes apparemment autonomes de la différenciation ou de la morphogenèse sont doués de périodes très variables (malgré le caractère purement qualitatif de ces études qui n'ont d'ailleurs pas porté sur l'action de la température).

Il semble clair que, dans ces derniers cas, la période des rythmes endogènes considérés ne constitue pas un facteur d'adaptation et que la sélection naturelle n'a pas pu porter sur la constance de cette période. La valeur du coefficient

thermique semble donc être un caractère différentiel entre deux catégories de rythmes considérés par BÜNNING comme endogènes, qui pourraient avoir des mécanismes fondamentalement distincts :

1) Q_{10} élevé : les rythmes « autonomes » (spontanés) des anciens auteurs; ils peuvent se manifester en conditions uniformes avec autant de régularité (sinon plus) que dans le milieu naturel; ils ne se synchronisent pas avec les variations du milieu; leurs périodes ne semblent correspondre à celle d'aucun facteur externe connu ni contribuer à l'adaptation au milieu.

2) Q_{10} voisin de 1 : les rythmes « induits » des anciens auteurs, rythmes non autonomes (en ce sens qu'ils peuvent se synchroniser avec les rythmes du milieu extérieur naturel) mais endogènes *sensu* BÜNNING; leurs périodes sont sensiblement celles des variations du milieu; ils sont synchronisés avec ces variations ou même induits par elles; dans des conditions uniformes de milieu, ils se maintiennent mais souvent pendant quelques périodes seulement et en s'amortissant; ils peuvent contribuer directement à l'adaptation au milieu; la faiblesse du Q_{10} dans ce cas, si elle est confirmée (malgré les problèmes théoriques qu'elle soulève) apparaît elle-même comme un facteur important d'adaptation : elle permet au synchronisme du rythme endogène et des variations externes de se maintenir même si la température varie.

IV. — CONCLUSION

Nous avons mesuré, dans des thermostats, la période de la circumnutation de tiges volubiles (*Ipomaea coccinea* et *Cuscuta odorata*) ; cette période est soumise à un Q_{10} supérieur à 2 dans les conditions ordinaires de température, soit de 2°C à 23°C.

La valeur du coefficient thermique des mouvements de circumnutation a permis à ARNAL d'établir un parallélisme entre les variations de la vitesse du mouvement et de la circulation de l'auxine. Nous proposons en outre les hypothèses suivantes que cette forte valeur du Q_{10} rend vraisemblables :

1) la période de la circumnutation résulte de phénomènes d'ordre chimique et, par exemple, ne dépend pas directement de l'action de la pesanteur.

2) son mécanisme est beaucoup plus proche de celui des autres rythmes endogènes « spontanés » et « autonomes » que de celui des rythmes endogènes diurnes, lunaires ou annuels.

Chapitre VI

LA VOLUBILITE, LA LUMIERE ET LA PESANTEUR

I. — INTRODUCTION

Dans le présent chapitre nous exposons nos expériences sur les rapports entre les mouvements révolutifs et les facteurs physiques *orientés* que sont la lumière et la pesanteur : la question reste encore controversée de savoir dans quelle mesure la circumnutation est ou non un tropisme.

II. — LA VOLUBILITE ET LA LUMIERE

A) HISTORIQUE

Le comportement des tiges volubiles à la lumière diffuse, à l'obscurité ou sous un éclairement unilatéral a été envisagé de plusieurs points de vue très différents que nous allons rappeler succinctement.

1) Effet positif de l'étiolement sur la volubilité : plantules étiolées de *Polygonum fagopyrum* (Noll 1885), tiges adultes développées à l'obscurité de divers *Lathyrus* (Friedel) ou à l'ombre (*Vincetoxicum officinale, Solanum dulcamara*). Selon Dutrochet et Dewèvre et Bordage, la lumière vive gêne le mouvement révolutif. Ce facteur intervient peut-être dans l'enroulement le l'*Arabis hirsuta* développé dans les prés au lieu d'endroits secs et ensoleillés (Chodat 1911) ou chez l'*Ipomaea argyroïdes* qui, d'après C. Darwin (1877), est dressé en Afrique et volubile à Dublin; selon Chodat, les lianes tropicales *Moutabea* ne sont volubiles qu'à l'ombre. Sachs (1863) rapporte que l'étiolement peut se traduire par des torsions de la tige (négatives chez le *Bryonia dioica*). Il apparaît vraisemblable que l'effet positif de l'étiolement réside dans l'accélération de la croissance et l'allongement plus grand des entre-nœuds.

2) Effet négatif de l'étiolement sur la volubilité : les tiges qui sont volubiles à la lumière continuent leur circumnutation pendant quelques temps à l'obscurité puis généralement l'arrêtent et s'allongent sans s'enrouler sur les tuteurs (Mohl, Palm, Duchartre 1865, Sachs 1865, de Vries, Schenck, Mac Dougal 1903, Newcombe 1914 et 1915, Teodoresco). Selon Arnal (1955, 1956 a), l'amplitude du mouvement des coléoptiles de Blé est plus forte à la lumière qu'à l'obscurité.

On n'a proposé aucune interprétation de ce rôle négatif de l'étiolement. Des facteurs nécessaires à la circumnutation mais non nécessaires à la croissance disparaissent-ils à l'obscurité? Y aurait-il perte de l'amidon de l'assise amylifère dont le rôle n'est d'ailleurs pas connu? On manque d'autre part de données quantitatives sur l'arrêt de la volubilité à l'obscurité : cet arrêt est-il toujours précédé d'un ralentissement comme il l'est selon NEWCOMBE chez le *Bowiea*? On est mal renseigné aussi pour le cas inverse de l'apparition de la volubilité à l'ombre ou à l'obscurité.

3) ORIENTATION DU MOUVEMENT PAR RAPPORT A LA LUMIÈRE. — DUTROCHET (1843) rappelle et confirme le phototropisme négatif des vrilles (*Pisum*) découvert par KNIGHT (1812) (*Vitis et Ampelopsis*). Selon RICHARDS, les lianes tolèrent l'ombre à l'état jeune puis cherchent la lumière. Une tige de Cuscute éclairée unilatéralement forme un peu plus de suçoirs sur la face soumise à la moindre intensité lumineuse que sur la face opposée (PEIRCE). Dans une note antérieure (1952) nous avons insisté sur le phototropisme positif de certaines tiges volubiles, observé par PEIRCE (1894), DEWÈVRE et BORDAGE et surtout PFEFFER 1912; voir aussi CONOVER (1913). Nous rappelons nos observations dans le § B 1 du présent chapitre.

4) EFFET MOTEUR DE LA LUMIÈRE. — Nous avons vu dans un chapitre précédent les objections soulevées par la théorie sans doute très ancienne selon laquelle le mouvement du soleil détermine directement celui des tiges volubiles et par la théorie de DUTROCHET pour qui la lumière participe au mécanisme de la croissance inégale des diverses faces de la tige qui s'enroule. Cependant ROTHERT (1894) décrit les nutations des coléoptiles d'*Avena* comme d'origine au moins partiellement phototropique. VOSS (1902) montre que sur le clinostat le *Bowiea volubilis* s'enroule si l'éclairement reste unilatéral et GRADMANN en conclut que le mouvement révolutif du *Bowiea* est provoqué par une sensibilité phototropique combinée à un régime d'hypercourbures (voir aussi CONOVER 1913 et FIGDOR 1928).

5) EFFET DE LA LUMIÈRE SUR LA VITESSE. — DARWIN, observant des tiges volubiles devant une fenêtre, a cru constater que le mouvement s'accélève quand l'apex s'approche de la source lumineuse. Cette observation est fausse (BREMEKAMP 1912) : pour nous, les variations de vitesse signalées par DARWIN étaient liées à des variations de cote de hauteur et ne correspondaient que fortuitement à une certaine orientation par rapport à la lumière.

6) EFFET DU PHOTOPÉRIODISME. — Nous verrons plus loin qu'il ne semble pas y avoir de relation directe entre l'alternance des positions de « veille » et de « sommeil » des feuilles et les caractères du mouvement. Le photopériodisme joue un rôle indirect dans la circumnutation en stimulant ou en inhibant la floraison ou le développement végétatif, celui-ci étant favorable à la volubilité qui est au contraire gênée par la mise à fleur. Ainsi d'après ALLARD (voir aussi ALLARD et ZAUMEYER 1944), la volubilité peut ne se manifester, chez certaines plantes, qu'en jours courts ou qu'en jours longs; il y aurait même là un lien entre de grandes transformations climatiques du Tertiaire et l'apparition relativement récente du port grimpant dans le règne végétal.

7) PROPRIÉTÉS OPTIQUES DES ÉPIDERMES TACTILES. — Nous avons rappelé (chapitre 2) les différenciations tactiles (ponctuations et papilles) de certaines vrilles; A. TRONCHET (1938 b et 1941) a étudié les propriétés optiques des ponctuations tactiles; ces propriétés, semblables à celles décrites chez diverses plantes par HABERLANDT (1904 à 1906) ou par WAGER (1909), ont permis de présumer la possibilité d'une action à distance des tuteurs, action qui pourrait être éventuellement d'ordre optique; nous avons mentionné (chapitre 1, § VII A, note 2) les travaux qui viennent à l'appui de cette hypothèse.

B) OBSERVATIONS PERSONNELLES

1) Orientation du mouvement révolutif

Notre contribution à la connaissance des relations entre la lumière et la volubilité consistera surtout en observations sur le phototropisme des tiges volubiles.

A. et J. Tronchet (1946), opérant en lumière diffuse, ont observé, dans la tige du *Convolvulus sepium*, un mouvement rythmé, comportant un maximum et un minimum de hauteur et de vitesse à chaque révolution; donc, ces particularités que nous avons retrouvées chez d'autres espèces, en opérant en lumière directe unilatérale intense, ne peuvent être provoquées par la direction de l'éclairement. En effet, dans nos observations, toutes les faces de la partie mobile de la tige étaient successivement éclairées au cours de chaque révolution; la lumière avait une intensité variable suivant la distance du sommet de la tige à la source lumineuse mais la variation de l'éclairement qui en résultait ne dépassait pas 10 %. Seule, la portion inférieure, au voisinage du point d'attache, était éclairée constamment du même côté. Un simple phototropisme pouvait agir sur elle, dirigeant l'axe du mouvement dans la direction de la lumière et c'est bien ce que nous avons observé. Chez *Ipomaea quamoclit* et divers *Dioscorea*, dans 17 tiges sur 18 que nous avons observées (en laissant de côté certains mouvements trop lents pour entrer en ligne de compte), les maximums de hauteur étaient presque toujours plus éloignés de la source lumineuse que les minimums; une observation de l'*Ipomaea quamoclit* est d'ailleurs assez caractéristique : le premier maximum de hauteur était du côté de la lumière, les quatre maximums suivants s'en sont éloignés progressivement et le sixième était diamétralement opposé au premier par rapport à l'axe du mouvement; ce déplacement du maximum de hauteur suivant un demi-cercle ne paraissait pas imputable à un mouvement de circumnutation propre à la base de la tige, parce qu'il s'était justement produit en sens —, inverse du sens + du mouvement révolutif. La lumière semble avoir été seule en cause dans ce changement d'orientation de la trajectoire.

Dans une tige de *Dioscorea* (chap. 4, fig. 19), les lignes joignant les maximums et les minimums de hauteur (c'est-à-dire les « lignes d'infléchissement ») sont inclinées en moyenne de 14° sur le plan horizontal, avec un écart moyen de 4°; leur projection horizontale oscille, avec un écart moyen de 12°, autour d'une position moyenne qui est elle-même écartée de + 10° de la direction de la lumière; ces chiffres qui portent sur 19 demi-révolutions complètes, montrent à quel point le mouvement observé était orienté dans la direction de la lumière. En résumé, *nos expériences montrent que la trajectoire s'incline progressivement en direction de la source lumineuse, sous l'effet probable du phototropisme positif de la région basilaire.*

2) Relations avec les rythmes endogènes diurnes

Un cycle photopériodique déterminé peut s'accompagner de mouvements rythmés des organes appendiculaires; nous avons observé des tiges volubiles de *Phaseolus multiflorus* placées en conditions uniformes de milieu après avoir été soumises au rythme naturel de l'alternance des jours et des nuits : les feuilles présentent alors des mouvements oscillants dont le rythme « endogène » a une

période voisine de 24 h; *nous n'avons pas constaté de modification de période ni d'amplitude du mouvement révolutif de la tige selon que les feuilles étaient en position de « veille » ou de « sommeil »*. Il y aurait lieu cependant d'effectuer des observations de longue durée (plusieurs jours sans interruption) pour élucider complètement la question.

III. — LES MOUVEMENTS REVOLUTIFS DES TIGES VOLUBILES ET LA PESANTEUR

A) INTRODUCTION

Le mouvement de circumnutation des tiges volubiles a été attribué à une réaction géotropique latérale par divers auteurs (NOLL, ULEHLA..., à la suite de BARANETZKI, voir aussi par exemple WORTMANN 1886 a et JOST 1913). La tige, dont l'extrémité est courbe, serait *schématiquement* (1) soumise à un géotropisme négatif agissant selon son axe de symétrie (ou son plan vertical de symétrie) et tendant à la redresser, et à un géotropisme positif, tendant à l'incliner, mais agissant sur une face latérale, droite ou gauche selon les espèces considérées. De ces deux actions de la pesanteur résulterait un mouvement latéral. Cette interprétation est connue sous le nom de *théorie du géotropisme latéral*. La pesanteur aurait donc ainsi à la fois une action motrice et un effet d'orientation du mouvement révolutif vers le haut. Un rapprochement pourrait être fait entre cette théorie et les travaux de SNOW et de ZEYBEK (cf. SCHRANK 1950 et GUTTENBERG 1953).

Des observations précises ont permis à d'autres auteurs d'envisager en outre un rôle assez particulier de la pesanteur ou plutôt de la différence de hauteur entre l'apex et la base des plantes à tige volubile, à la fois dans la vitesse linéaire de l'apex en mouvement (A. et J. TRONCHET, Y. COURTOT, L. BAILLAUD) et dans la vitesse de l'allongement de la tige (J. TRONCHET 1956) (2).

Enfin, le crochet apical positivement géotropique des *Parthenocissus* a fait l'objet des études exposées notamment par RAWITSCHER (1932) et reprises par W. ZIMMERMANN (1951) ; d'après ce dernier auteur, la courbure géopositive ne serait pas liée à une inégale distribution d'auxine; elle traduirait un comportement assez particulier de la zone courbée, dans laquelle la face convexe, supérieure, subirait une croissance en *longueur* tandis que la face concave s'accroîtrait *en épaisseur*, d'où résulterait sur les différentes faces un égal accroissement *en volume* en accord avec l'égale distribution des auxines. Le crochet des *Parthenocissus* ne concerne pas une plante volubile mais on sait que la Cuscute à l'état jeune (ZIETZ, J. TRONCHET 1955 b) et d'autres espèces à tiges volubiles lorsque la tige sort de terre (*Dioscorea* par exemple) présentent un crochet analogue : il pourrait y avoir une relation entre le port grimpant et cette manifestation (par ailleurs répandue chez des plantes dressées) de la sensibilité géotropique.

Les observations que nous nous proposons de relater ici concernent en particulier l'orientation du mouvement, les variations de la vitesse en fonction de l'inclinaison de la plante, le comportement sur le clinostat et la forme de la tige en mouvement.

(1) Ce trop bref exposé ne saurait en aucune façon dispenser de consulter les mémoires originaux (ou du moins l'ouvrage de RAWITSCHER 1932).

(2) Rappelons l'abolition de la sensibilité tactile des *Cuscuta* sur le clinostat horizontal (PEIRCE 1894).

B) L'ORIENTATION DU MOUVEMENT

Les tiges volubiles sont douées, dans leur région apicale, d'un plagiogéotropisme et, dans leur région subapicale non encore fixée, d'un géotropisme négatif, parfois peu manifeste; par suite, la tige circumnute dans une position telle que l'apex est généralement plus haut que le reste de la tige : la trajectoire est tournée vers le haut.

Ce caractère est extrêmement net dans de jeunes tiges volubiles dont la base est en effet à peu près verticale et dont la trajectoire plus ou moins elliptique est centrée (approximativement seulement) sur l'axe de la plante. Il en est de même, comme nous l'avons vu, lorsqu'on observe le mouvement d'une tige volubile détachée de la plante et qu'on s'efforce de placer l'axe du mouvement dans une position proche de la verticale. La morphologie du mouvement se rapproche alors de celle qui est schématisée dans de nombreux ouvrages (RAWITSCHER in BÜNNING 1953, fig. 475, etc.).

C) LE MOUVEMENT DE CIRCUMNUTATION DES TIGES VOLUBILES COUCHEES

1) OBSERVATIONS

Chez les plantes de pleine terre qu'on laisse se développer librement, appuyées sur des tuteurs, la circumnutation est rarement aussi simple. Pour s'en convaincre, il suffit d'observer des pieds bien venus de *Polygonum baldschuanicum*, de *Periploca graeca*, etc. Ces plantes, abondamment ramifiées, se développent en un ensemble touffu d'où dépassent de nombreux jeunes rameaux volubiles : les uns, au-dessus de la touffe, circumnutent en position dressée, les autres, situés latéralement, sont presque horizontaux et leur mouvement est complexe. RAWITSCHER a d'ailleurs montré, chez l'*Asparagus plumosus*, qu'une tige volubile fixée dans une position dressée se meut d'abord vers le haut, puis, sous l'effet du poids de sa région apicale qui s'allonge, présente un mouvement de plus en plus incliné. Nous avons observé des tiges volubiles d'*Ipomaea purpurea* et d'*I. coccinea* placées dans une position couchée.

La figure 37 se rapporte à une tige d'*Ipomaea coccinea* dont l'apex est presque à tout moment en dessous du plan horizontal passant par le point d'immobilisation. En même temps que s'effectue son mouvement révolutif, l'apex se relève d'abord assez régulièrement. Un relèvement plus rapide, localisé un peu avant et un peu après la mesure n° 30 est corrélatif d'une légère accélération de la circumnutation; puis, le relèvement diminue en même temps que la vitesse angulaire, pour augmenter de nouveau (mesures n° 48 et suivantes).

L'observation de la plante montre alors un phénomène que les graphiques laissent percevoir. Au moment des mesures 42 à 48, l'apex s'élève progressivement mais sa vitesse dans l'espace est nettement plus faible que précédemment, puis en 50 est atteint un maximum de hauteur suivi d'un très rapide saut en avant; il s'ensuit une dissymétrie des graphiques des variations de la cote de hauteur et de la vitesse de part et d'autre de la mesure 50 ainsi que, à la révolution suivante,

entre les mesures 77 et 80; cette dissymétrie n'est pas habituelle dans les mouvements des tiges volubiles dressées mais elle est fréquente dans le cas de tiges volubiles couchées.

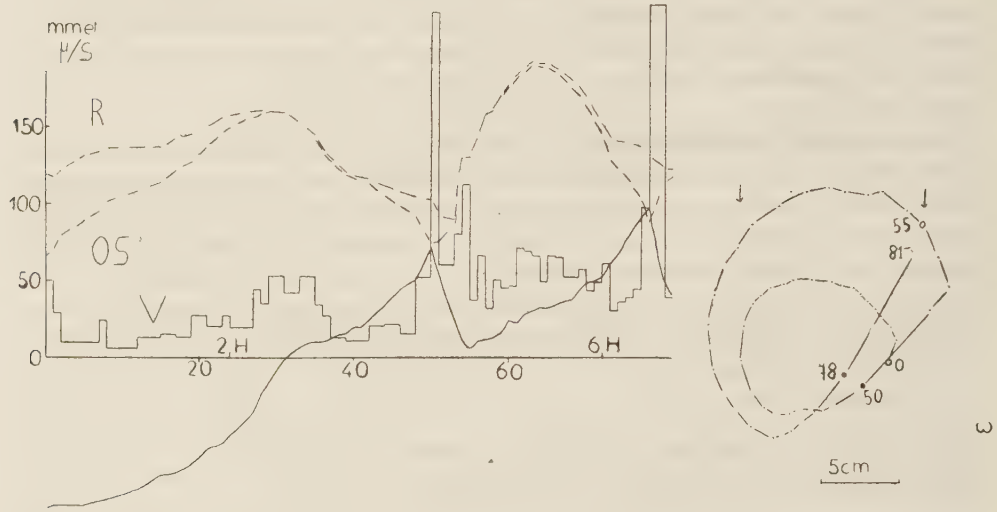


Fig. 37 : *Ipomaea coccinea*. Circumnutation d'une tige volubile très inclinée. A gauche, de haut en bas, variations du rayon efficient R, de sa composante horizontale OS', de la vitesse V et de la cote de hauteur. A droite, projection horizontale du mouvement.

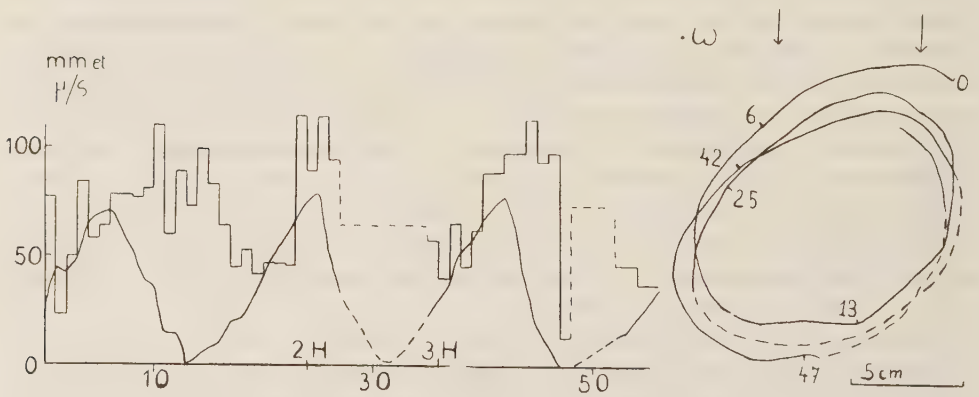


Fig. 38 : *Ipomaea coccinea*. Circumnutation d'une tige volubile couchée sur une planche horizontale. A gauche, variations de la vitesse (courbe en escalier) et de la cote de hauteur. Les lignes interrompues correspondent à des interruptions dans l'observation.

La figure 38 concerne également une tige d'*Ipomaea coccinea* observée en position couchée mais appuyée sur une planche horizontale (cette tige a été récoltée sur un pied cultivé en pleine terre : elle était appuyée sur le sol). L'orientation de la trajectoire est comparable à celle du cas précédent, mais l'effet mécanique que nous avons invoqué est ici très atténué : parallèlement, disparaît presque le caractère des variations de la vitesse dont nous avons parlé à propos de l'expérience précédente.

2) Discussion

Nous attribuons ce caractère à une simple cause mécanique dont nous proposons l'interprétation suivante : les variations de la vitesse angulaire du déplacement circulaire du maximum d'élongation sont peut-être conformes à la règle générale et ne se traduisent pas par des variations parallèles de la vitesse de l'apex; la trajectoire en effet, notamment entre les mesures 35 et 70, présente de telles fluctuations de cote de hauteur que le poids de la région apicale de la tige intervient inévitablement comme frein dans le mouvement ascendant et accélère au contraire le mouvement descendant; ainsi, ce phénomène ne dépendrait pas de causes physiologiques mais simplement de facteurs mécaniques, le poids et l'élasticité de la plante. Si nous avons tenu à décrire ces expériences, c'est donc moins pour leur intérêt théorique que pour montrer comment se comportent en général les tiges volubiles dans la nature; c'est en même temps pour montrer l'un des aspects de l'action de la pesanteur sur la circumnutation.

D) LE MOUVEMENT REVOLUTIF DES TIGES VOLUBILES RENVERSEES

1) Position du problème

Pour montrer l'invariabilité du sens de l'enroulement des tiges volubiles, une expérience est classique : on laisse une tige (de *Phaseolus multiflorus* par exemple) s'enrouler autour d'un support puis, lorsque quelques tours de spires sont réalisés, on retourne le tuteur et, en même temps, la tige qui s'est enroulée autour de lui, sans détacher la tige de son pied qui reste immobile. On voit alors la tige se relever et poursuivre son enroulement *ascendant* sur le tuteur le long des spires de la première phase de l'enroulement. Des figures particulièrement démonstratives ont été publiées à ce sujet (Erréra et Laurent). Il est donc de connaissance classique que le renversement du support fait que « la tige rebrousse chemin et s'enroule sur elle-même » (Marchal et Lathouwers).

2) Observations

Notre contribution à la connaissance de ce phénomène se rapporte non pas à l'enroulement d'une tige renversée mais à son mouvement de circumnutation libre.

Nous avons d'abord observé le mouvement de circumnutation libre, en position dressée, de tiges volubiles détachées de la plante des *Ipomaea coccinea* et *hederifolia* : suivant la méthode habituelle, l'extrémité basale de nos rameaux trempait dans un flacon d'eau ordinaire et la partie supérieure était fixée en ω peu en-dessous de la partie mobile. Nous avons ensuite renversé de 180° la partie apicale jusqu'au niveau ω, l'extrémité basale restant dans l'eau. La figure 39 concerne une tige volubile d'*Ipomaea hederifolia* qui accomplissait sa révolution dressée en 110 min environ; nous avons suivi le déplacement des divers nœuds visibles de la portion mobile; ce déplacement est d'autant plus rapide que le nœud considéré est plus apical. Puis nous avons effectué le renversement; la tige s'est d'abord abaissée de plus en plus en se rapprochant ainsi de la direction verticale (action de son poids et des secousses?) tandis que son apex se redressait; comme c'est le cas général dans les réactions géotropiques, nous avons pu

observer que le mouvement de redressement se propage de l'apex à la base, ce que montre notre figure. A la réaction géotropique négative s'ajoute un mouvement latéral de circumnutation peu régulier et d'ailleurs lent; l'examen des graphiques ici ne suffirait pas à rendre compte du phénomène; l'observation de la plante nous permet de penser qu'en fait, la circumnutation affecte seulement la partie apicale redressée tandis que la région basale subit l'entraînement de son propre poids et de celui de l'apex en mouvement; cette circumnutation s'applique à une portion croissante de la tige à mesure de son redressement basipète.

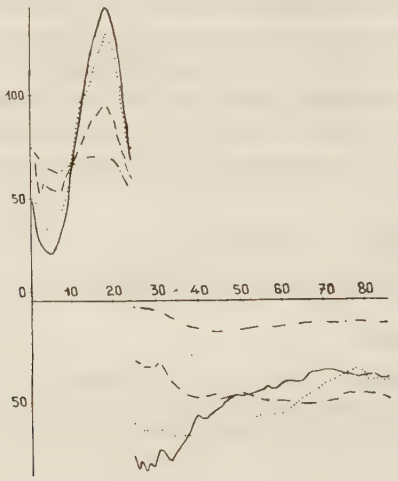


FIG. 39 : *Ipomaea hederifolia*. Variations de la cote de hauteur de l'apex (trait plein) et de trois nœuds inférieurs (...., ---, .—.—) en mm, la tige étant d'abord en position dressée puis renversée. Durée de l'observation : 7 h.

3) DISCUSSION

De telles expériences, c'est bien évident, ne modifient pas seulement l'orientation de la plante par rapport à la pesanteur : des secousses et peut-être d'autres traumatismes sont difficiles à éviter quand on retourne la plante; la dénivellation entre l'apex et la base du rameau est modifiée (ce qui est, pour Mme J. TRONCHET 1956 c et d, un facteur important dans le déterminisme de la croissance). Ainsi s'explique peut-être la lenteur du mouvement à la suite du renversement. Nous croyons cependant pouvoir conclure d'une part que le géotropisme négatif de la région subapicale des tiges volubiles renversées se propage en direction basipète et d'autre part que le mouvement révolutif affecte seulement les portions de la tige qui se sont relevées.

E) TIGES VOLUBILES SECTIONNEES ET FIXEES AU MILIEU DE LEUR REGION MOBILE

1) MÉTHODE ET BUT DE L'EXPÉRENCE

Si on isole la partie mobile d'une tige volubile et si on fixe ce fragment par sa partie basale qu'on met dans l'eau, en position dressée, le mouvement révo-

lutif de l'apex continue de s'effectuer normalement. Ce mouvement peut, comme d'habitude, être imputé à un phénomène autonome ou au géotropisme latéral. Une expérience pourrait être décisive pour établir la part respective de ces deux facteurs; elle consisterait à immobiliser en position dressée verticale non plus la base du fragment mais le milieu M de la région courbée qui semble motrice. La figure 40 montre l'aspect que prend alors la tige : un arc dont la courbure se poursuit régulièrement et à peu près symétriquement de part et d'autre du point d'attache M; cet arc est souvent presque plan. Si le mouvement révolutif est strictement autonome, il va se poursuivre à la fois au-dessus et au-dessous de M, l'arc restant toujours à peu près plan, de telle façon que les extrémités apicale A et basale B du segment *décriront toutes deux une trajectoire de même sens* par rapport à un observateur situé au-dessus; la face convexe est supérieure en AM et inférieure en MB : il s'ensuit que la face latérale qui va devenir concave est en train de descendre en AM et de monter en MB. Si au contraire le mouvement révolutif ne dépend que du géotropisme latéral, les segments AM et MB vont se comporter différemment l'un de l'autre; en effet, la face latérale qui devient la plus courte en AM est soumise à un géotropisme positif qui la fait

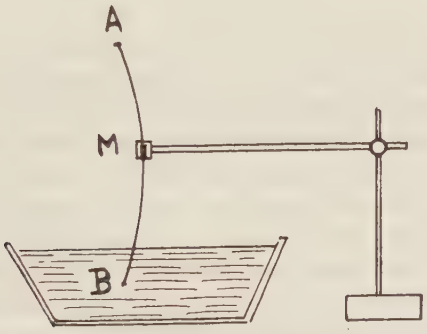


FIG. 40 : Montage de l'expérience relatée dans le § E du chap. 6

descendre : le prolongement de cette face en MB, soumis à un même géotropisme positif aura tendance à descendre également, c'est-à-dire maintenant à devenir la face inférieure convexe, la plus longue; par suite, les segments AM et BM, dont les faces convexes sont supérieures dans un cas et inférieures dans l'autre, seront soumis à des actions géotropiques latérales inverses et *B décrira une trajectoire de sens inverse de celle de A*.

2) RÉSULTAT DE L'EXPÉRIENCE

Nous avons expérimenté sur des tiges volubiles de *Cuscuta odorata*, matériel de choix puisque chez ces plantes la circumnutation est particulièrement peu modifiée lorsque la tige est détachée de la plante même en l'absence d'eau. Nous avons d'abord observé le mouvement normal des tiges en position dressée, puis nous avons placé nos plantes dans la position indiquée par la figure : *le mouvement de A s'est poursuivi régulièrement tandis que B est resté immobile.*

3) Discussion et conclusion

Il est délicat de tirer de cette expérience une conclusion définitive : il faudrait d'abord opérer sur d'autres espèces et, de plus, nous ne sommes pas absolument certain que le mouvement révolutif de MB, quand la tige était en position dressée en B, ait été réellement spontané et n'ait pas été dû à l'entraînement par la portion mobile plus jeune AM. Si nous ne devions faire ces restrictions, nous pourrions conclure de notre expérience que le mouvement révolutif n'est ici ni l'effet d'un simple géotropisme latéral ni celui d'un simple phénomène autonome mais peut-être une résultante de ces deux effets. Il consisterait par exemple en un phénomène autonome qui ne se manifesterait que si la face qui devient la plus longue devient en même temps la face supérieure. Sans que nous puissions la présenter comme une conséquence nécessaire de nos observations, cette conclusion nous semble avoir pour elle d'être compatible avec celles de nos autres expériences.

F) VARIATIONS DE LA VITESSE ANGULAIRE SELON LA HAUTEUR DE L'APEX

1) Les faits

Les observations relatées dans un chapitre antérieur nous ont montré des relations entre le rayon efficient (et la courbure) des tiges volubiles, la cote de hauteur et la vitesse linéaire de leur apex. Désignons (en nous inspirant des abréviations utilisées par A. Quantin 1950) par MR, MH, MV, mR, mH et mV les maximums et les minimums du rayon efficient, de la cote de hauteur et de la vitesse (toutes réserves étant faites sur la signification du rayon efficient chez les tiges volubiles) et comparons (cf. L. Baillaud 1952) les positions caractéristiques de chaque révolution dans les cas suivants : 1) les tiges volubiles normales, 2) les premières des révolutions envisagées ci-dessus chez un *Dioscorea* (chap. 4, fig. 20), 3) les révolutions observées chez la même plante comportant un fort et un très faible maximum de vitesse (les maximums et les minimums faibles sont indiqués entre parenthèses), 4) les vrilles normales de Cucurbitacées (chap. 3 et 4), 5) les vrilles dans le cas où un « point d'infléchissement » sur deux est escamoté (chap. 3 et 4). Nous obtenons les tableaux suivants qui schématisent chacun les caractères d'une révolution dans les cas les plus fréquents.

Tiges volubiles

a) mH-MR-mV
MH-mR-MV

b) mH-MR-MV
mR-mV
MH-MR-MV
mR-mV

c) mH-MR-mV
MH MV
(mH) mR (mV)
(MH) (MV)

Vrilles

d) mH-MR-mV
MH-MR-MV
mH-mR-mV
MH-MR-MV

e) mH-mR-mV
MR-MV
MH-mR-mV
MR-MV

2) Confrontation des résultats

Ce tableau nous rappelle que les tiges normales (a) présentent comme les vrilles normales (d) un maximum de vitesse par maximum de hauteur, ce qui se produit une fois par révolution pour les tiges, deux fois pour les vrilles; les cas (b) et (c) montrent deux maximums de vitesse par révolution comme dans les vrilles (d) et (e) mais, en (b), il n'y a qu'un maximum de hauteur comme en (e); la comparaison des cas (b) et (e) est donc intéressante : aux deux valeurs extrêmes de la hauteur, la tige volubile (b) présente deux maximums de vitesse, comme il s'agissait de deux états comparables au maximum de hauteur de (a); la vrille (e) y présente deux minimums de vitesse comme s'il s'agissait de deux états comparables aux minimums de hauteur de (d); le cas (c) est comparable au cas des vrilles normales, en dehors des variations de R et de la faible valeur des maximums considérés.

On doit d'abord remarquer la variabilité du mouvement des tiges volubiles, beaucoup plus grande que chez les vrilles. Si on essaie de chercher les caractères communs aux divers cas que nous avons résumés, on constate une tendance certaine à la coïncidence d'une part des maximums, d'autre part des minimums de H, R et V : chez les tiges volubiles pourtant, les valeurs de H et de R varient souvent en sens inverse; en règle générale enfin, chez les vrilles, les maximums de R, et, chez les tiges volubiles, les maximums de H coïncident avec des maximums de V. Comme les vrilles sont réputées avoir des mouvements très peu dépendants de la pesanteur et comme leurs variations de vitesse sont essentiellement liées à leurs variations de courbure (et de R), ce qui n'est pas le cas des tiges volubiles, il n'y a pas lieu de pousser plus loin notre comparaison.

3) Essai d'interprétation

Personne n'a proposé d'interprétation de ces variations de la vitesse; chez les vrilles, qui ont généralement une structure dorsi-ventrale, l'analogie des diverses phases du mouvement avec celles des mouvements nyctinastiqus des feuilles ou des pièces florales ou des mouvements spontanés des folioles du *Desmodium gyrans*, permet peut-être d'attribuer les phases de ralentissement et d'accélération à la structure anatomique des divers côtés de l'organe qui sont successivement le siège du maximum d'élongation (voir C. Arnal 1955 pour les coléoptiles de *Triticum*, Y. Courtot 1956 pour les premières feuilles du *Bulbine annua*, L. Baillaud 1957, etc.). Nous avons montré que la théorie de l'hypercourbure, établie indépendamment de toute considération de vitesse de mouvement, permet également dans une certaine mesure de rendre compte des variations de la vitesse des vrilles.

Chez les tiges volubiles en revanche, il ne semble pas douteux que les variations de la vitesse linéaire du sommet (ou celles de la vitesse angulaire du déplacement du maximum d'élongation) soient directement fonction de sa cote de hauteur. Le phénomène se présente alors de la façon suivante : soit une tige volubile qu'on fixe un peu en-dessus de sa région mobile dans une position dressée verticale; la trajectoire, plus ou moins elliptique, n'est jamais horizontale (non plus que plane) et on n'a jamais réussi à observer de révolution s'effectuant suivant une trajectoire symétrique par rapport à un axe vertical. La position

moyenne de l'apex est donc approximativement l'axe *oblique* de la trajectoire, laquelle comporte généralement un maximum et un minimum de hauteur (parfois deux, la trajectoire étant alors très loin d'être comprise dans un plan). Plusieurs interprétations nous paraissent pouvoir être suggérées pour expliquer non pas ces variations de hauteur mais le fait qu'à chaque maximum de hauteur la vitesse linéaire (et angulaire) soit maximale;

a) Soit A la génératrice la plus longue et B celle qui va le devenir; le maximum de longueur se propagera de A à B seulement après que A aura subi un allongement déterminé; puis B devra également subir cet allongement avant que C puisse devenir à son tour la génératrice la plus longue. Il se pourrait qu'au maximum de cote de hauteur, la tige, qui est dans sa position la plus proche de la verticale soit, dans son ensemble, à une phase de croissance particulièrement rapide (voir parmi beaucoup d'autres les travaux de BREMEKAMP 1925, REISS 1934, etc.); il se pourrait encore que la simple dénivellation maximale entre la base et l'apex de la tige produise le même phénomène, indépendamment du degré d'obliquité (cf. J. TRONCHET 1956 c et d). Dans ces conditions, au moment où la cote de hauteur de l'apex est maximale, A doit par voie de conséquence, subir plus rapidement l'allongement nécessaire pour que la convexité se propage vers B et la vitesse de l'apex sera à son maximum.

b) La propagation de la convexité de A à B ne peut se faire que lorsque la différence de longueur entre A et la génératrice opposée atteint une valeur déterminée; la vitesse angulaire sera d'autant plus grande que cette valeur sera plus vite atteinte; elle sera accélérée par les facteurs susceptibles d'accentuer la courbure de la tige : lorsque la cote de hauteur est maximale, la position moyenne de la tige est aussi proche que possible de la verticale mais non pas son apex qui, lui, étant plagiogéotropique, tend à s'incliner vers l'horizontale et donc à courber la tige. Selon cette interprétation, les variations de la cote de hauteur règleraient celles de la courbure qui seraient à l'origine de celles de la vitesse.

c) Au cours d'une révolution, la face qui est convexe au minimum de hauteur est en moyenne (sinon constamment) plus haute que la face opposée. C'est là une condition bien souvent suffisante (indépendamment de la volubilité) à l'induction, par la pesanteur, d'une dorsi-ventralité qui se manifeste par exemple par une épitrophie ou une hypotrophie (1) (cf. par exemple BOUREAU 1956, Y. COURTOT et L. BAILLAUD 1956, SATO 1956). Envisageons les divers états d'allongement des différentes faces d'une tige volubile : on est amené à admettre un déphasage entre les génératrices (voir notre chapitre 12 sur les mouvements révolutifs considérés comme des manifestations de rythmes endogènes). *Si la vitesse angulaire était constante, le déphasage serait le même, tout autour de la tige, entre deux génératrices distantes d'un intervalle donné. Les variations de la vitesse angulaire reflètent des variations dans ce déphasage; celui-ci est moindre entre deux génératrices voisines situées du côté « inférieur » (côté qui est convexe au moment des maximums de la cote de hauteur et de la vitesse) qu'entre deux génératrices voisines situées sur la face opposée; la pesanteur pourrait donc provo-*

(1) Ces termes « épitrophie » et « hypotrophie » sont employés ici au sens de WIESNER pour désigner une excentricité de croissance.

quer les variations de vitesse angulaire en rapprochant, sur la face « supérieure » les génératrices séparées par un déphasage déterminé. La figure 41 schématise la répartition des déphasages égaux à 1/16 de la période dans un cas conventionnel où le rapport entre le minimum et le maximum de la vitesse angulaire serait de 1 à 4. On établirait facilement les schémas relatifs à n'importe quelle observation de mouvement révolutif, schémas qui seraient d'ailleurs souvent assez comparables à l'aspect (renversé) de la projection horizontale du mouvement notée à

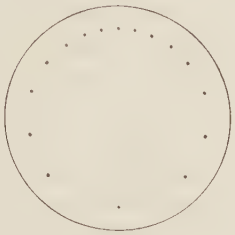


FIG. 41 : Schéma montrant la répartition des différences de phases du cycle de l'élongation entre les diverses génératrices d'une tige volubile dans un cas conventionnel où la vitesse varierait régulièrement dans le rapport de 1 à 4 au cours de chaque période.

intervalles de temps réguliers. Cette interprétation est en accord avec notre observation qu'une même tige volubile peut subir d'une révolution à l'autre des fluctuations importantes dans la valeur absolue de la vitesse de l'apex sans que la période elle-même soit modifiée : il suffit que les « déphasages » se déplacent.

De toute façon, il ne semble pas qu'il s'agisse là d'une simple hypothèse : la répartition de nos « déphasages » n'est qu'une façon d'exprimer les variations de la vitesse angulaire. Cette répartition paraît être fonction de la pesanteur, soit que la pesanteur la règle directement, soit que l'une ou l'autre des deux premières interprétations que nous avons proposées (voir ci-dessus a et b) désigne le phénomène primaire.

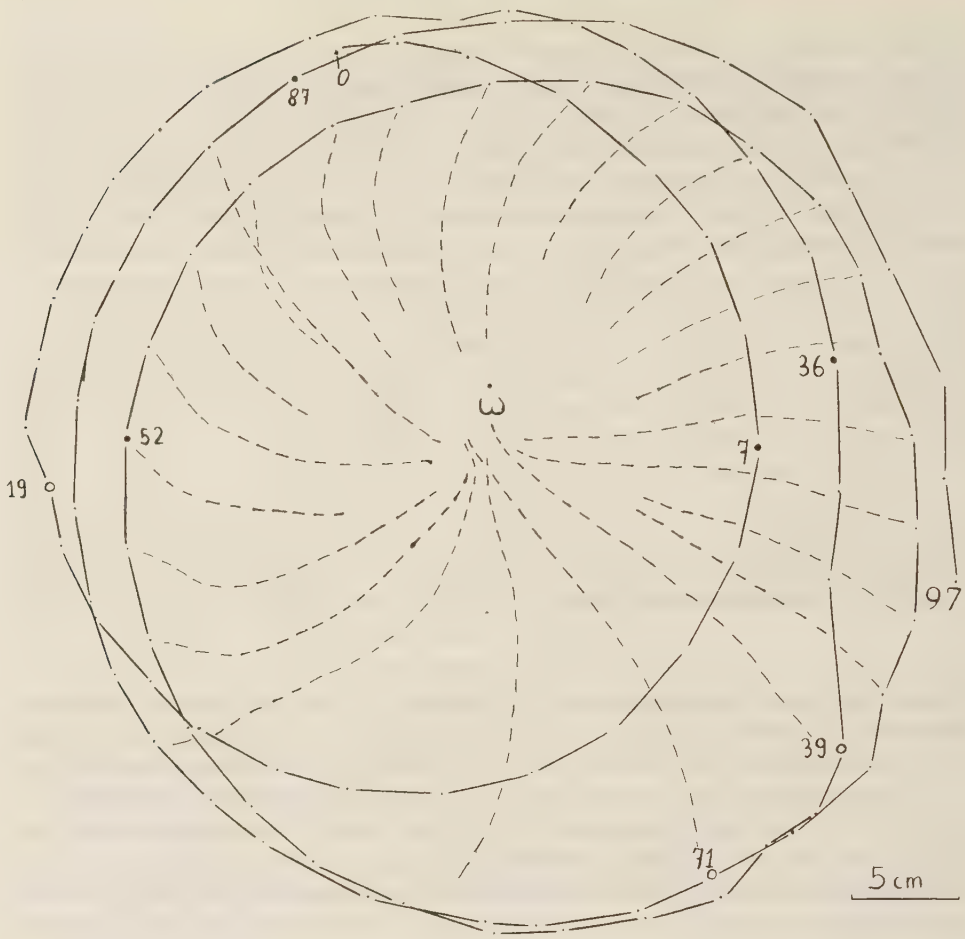
d) Les trois interprétations précédentes supposent que la pesanteur soit à l'origine de la sorte de dorsiventralité représentée par les variations de courbure et de vitesse; il n'est pas impossible que cette dorsiventralité soit au contraire spontanée et provoque une orientation de la tige, de la trajectoire, etc. par rapport à la pesanteur.

Pour résumer notre discussion, nous indiquerons schématiquement quelques ordres possibles de succession causale des facteurs envisagés, ordres qui d'ailleurs peuvent ne pas s'exclure.

pesanteur et var. de hauteur
- 1) ——> var. de croissance ——> var. de vitesse
- 2) ——> var. de courbure ——> var. de vitesse
- 3) ——> var.de vitesse

4) variations spontanées de vitesse (et peut-être de courbure...) ——> orientation par rapport à la pesanteur

On voit que le problème n'est pas simple. Pour essayer de le résoudre, nous avons effectué l'expérience suivante sur le *Dioscorea sativa* (plante cultivée sous



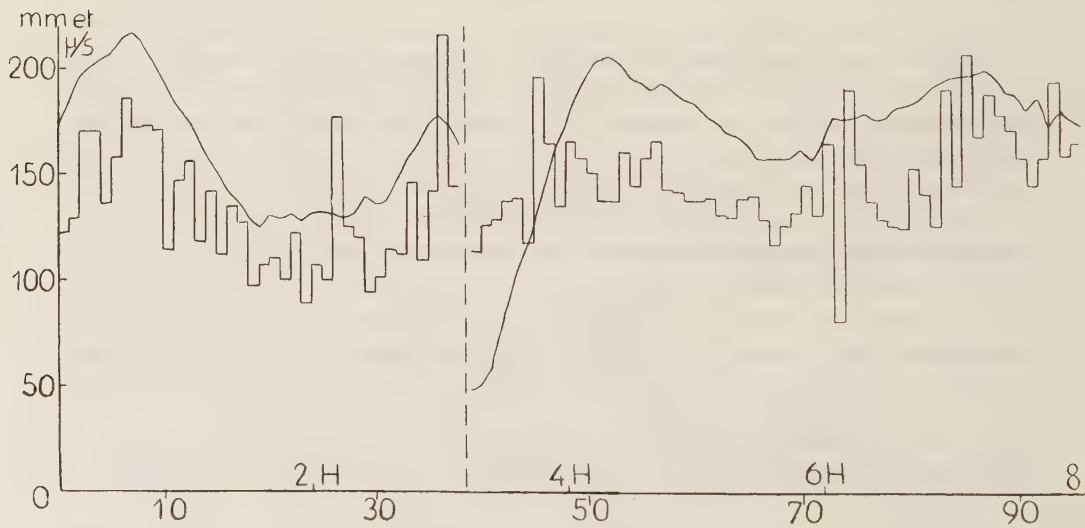


FIG. 42 : *Dioscorea sativa*. Circumnutation d'une tige volubile d'une plante en pot. Changement de position effectué au moment de la mesure n° 39 (voir dans le texte). Dans la projection horizontale, les gros points noirs représentent les maximums de hauteur, les cercles bancs, les minimums, les lignes interrompues, la forme de la tige. En bas, les graphiques concernent la vitesse (courbe en escalier) et la cote de hauteur. Lumière diffuse.

ce nom au Jardin Botanique de Tübingen) (fig. 42) : une tige volubile présentait assez nettement, à chaque révolution, un maximum et un minimum de cote de hauteur et de vitesse; nous avons modifié l'inclinaison de la plante en nous proposant d'intervertir le maximum et le minimum de cote de hauteur : assez vite, les variations de la vitesse ont suivi cette interversion, le maximum de vitesse se produisant de nouveau au maximum de cote de hauteur mais la zone convexe à ce moment n'étant plus la même que dans la première partie de l'observation; dans ce cas, nous pensons avoir éliminé notre 4me interprétation; c'est la pesanteur qui semble induire la dorsiventralité de notre tige de *Dioscorea*.

Entre les trois possibilités qui restent, nous ne chercherons pas à trancher : les expériences nécessaires pourraient consister à modifier artificiellement la croissance ou la courbure et à étudier si la vitesse en serait ou non perturbée. Mais l'interpretation des résultats d'expériences de ce genre serait très délicate. En conclusion, nous rappellerons d'abord (L. Baillaud 1954 et 1957) que l'orientation de l'axe du mouvement dépend de la pesanteur et que, par suite, le mouvement peut être décrit dans le cadre de la notion de géotropisme latéral. Si ce « tropisme » était approximativement soumis à la loi du sinus on devrait s'attendre à observer une vitesse d'autant plus grande que la tige serait plus inclinée sur l'horizontale, plus petite dans le cas opposé; en pratique, on constate l'inverse. Sans aller jusqu'à attribuer à la pesanteur un rôle de freinage latéral, il semble au moins permis de considérer que le déplacement instantané n'est pas un effet direct de la pesanteur. Ensuite, il apparaît que *les tiges volubiles ont une tendance spontanée à circumnuter autour d'un axe oblique*, de façon que l'une des faces soit en moyenne supérieure à la face opposée et que la trajectoire présente un maximum et un minimum de cote de hauteur. *La pesanteur induirait alors une dorsiventralité manifestée par les variations de la vitesse et de la courbure.* Lorsque la cote de hanteur présente deux maximums par révolution, généralement d'importances différentes, un mécanisme plus complexe encore doit être en cause : il n'est peut-être pas exclu qu'il intervienne alors des corrélations entre les génératrices diamétralement opposées, corrélations qui pourraient être comparables aux processus d'hypercourbure et qui se traduiraient par une tendance du mouvement à être symétrique par rapport à l'axe.

G) COMPORTEMENT DES TIGES VOLUBILES SUR LE CLINOSTAT

1) Clinostat a axe horizontal : historique

L'argument principal en faveur de la théorie du géotropisme latéral réside dans l'arrêt du mouvement révolutif quand la plante est soumise à l'action d'un clinostat à axe horizontal (Schwendener 1881, Baranetzki 1883, Noll 1901, Fritszche, Kolkwitz 1928, Pringsheim 1912) ; Rawitscher (1932) insiste sur l'observation suivante de Ulehla (1920) (cf. Koning 1933, Guttenberg 1934) : une tige volubile peut s'immobiliser sur un clinostat à axe horizontal; lorsqu'on arrête la rotation du clinostat, c'est-à-dire lorsque la plante est de nouveau soumise à une excitation géotropique, elle amorce une réaction (sous l'effet de la pesanteur, donc une réaction géotropique) qui ne se traduit pas par un mouvement dans un plan vertical mais par une courbure latérale (donc une réaction géotropique latérale) ; ce déplacement latéral s'observe également lorsqu'on place une tige volubile en mouvement dans un plan

horizontal; la courbure latérale qui se manifeste au cours de ces expériences est la « courbure de BARANETZKI » qu'on a pu considérer comme la cause du mouvement révolutif; cette interprétation très séduisante, connue sous le nom de « théorie du géotropisme latéral » a été acceptée par de nombreux auteurs qui l'ont appuyée d'expériences ou de considérations nouvelles ou qui l'ont simplement exposée dans des ouvrages généraux. C'est dans ce sens que certains ont pu dire que le mouvement révolutif n'est pas *autonome*, c'est-à-dire qu'il est induit par un facteur externe (ici la pesanteur) comme les autres tropismes.

Cependant MIEHE (1915), TEODORESCO (1925), RAWITSCHER (1926), KONING (1933), (voir aussi NIENBURG 1911) ont pu observer sur le clinostat l'enroulement de tiges volubiles autour d'un tuteur horizontal, ce qui doit permettre de nier l'influence de la pesanteur mais cette conclusion elle-même a été discutée. Parmi les interprétations qui répondent aux meilleures analyses des phénomènes, citons celle de BREMEKAMP 1912 (« cyclonastie ») qui ramène la circumnutation à un déplacement autonome de l'épinastie, ou celle de W. ZIMMERMANN (1931) (voir GUTTENBERG 1932) qui qualifie le comportement du *Pharbitis* de « Zyklogeotropismus » (par opposition au *Bowiea volubilis* : « Zyklophototropismus »). Rappelons enfin avec HENDRICKS (1940) que BARANETZKI (1883) et SCHWENDENER (1881) ont montré que sur le clinostat horizontal, malgré l'arrêt de l'enroulement, les tiges continuent de se tordre.

2) CLINOSTAT A AXE OBLIQUE

a) *Historique et principe de la méthode*

Nous avons étudié non pas l'enroulement mais la circumnutation elle-même sur un clinostat à axe oblique : la circumnutation chez les tiges volubiles est en effet le phénomène primordial dont l'enroulement n'est qu'une conséquence plus compliquée (intervention du diamètre du support...) ; RAWITSCHER a étudié cette circumnutation dont nous nous proposons de rendre compte de manière quantitative; W. ZIMMERMANN (1927) l'a étudiée également et signale une période double de la période normale, ce que nos observations ne confirment pas (1).

Soit un clinostat Cl sur lequel est placée une plante dressée dont A est l'apex; A est normalement soumis (fig. 43a) à l'action de la pesanteur g. Inclinons le clinostat d'un angle α (fig. 43 b) ; A est encore soumis à l'action de g; si nous faisons fonctionner le clinostat, A tourne sur son axe; on peut décomposer g en deux composantes, BC perpendiculaire au plan du clinostat et AB parallèle à lui (qui agissent en fait sur A) ; au cours de la révolution de l'appareil, AB, qui vaut $g \cos \alpha$, agit successivement sur toutes les faces de A, et, après une période, son effet s'annule; BC au contraire garde toujours la même orientation par rapport à A : après une révolution du clinostat, l'action de la pesanteur g sur A se trouve donc réduite à la composante BC $= g \sin \alpha$.

b) *Observations*

Nous avons détaché d'une tige de *Cuscuta odorata* des rameaux volubiles. Nous avons observé leur mouvement à 23°C en position dressée; nous avons déterminé leur période et, approximativement, leur amplitude. Puis, nous les avons placés sur un clinostat à axe oblique qui faisait un tour en 2 minutes et avons suivi leur mouvement dans ces conditions. La méthode employée était celle

(1) HENDRICKS (1940) a étudié l'enroulement sur un tuteur lorsque la plante est placée sur un clinostat à axe oblique; il a pu montrer que l'enroulement se fait d'autant mieux que l'axe du clinostat est plus dressé.

de la vitre en négligeant bien entendu la mesure de la cote de hauteur. Nous notions simplement, sur une vitre immobile de même inclinaison que le clinostat, la projection orthogonale de l'apex à un moment bien défini de la course de l'appareil. La valeur de l'angle α (fig. 43 b) varie avec les expériences.

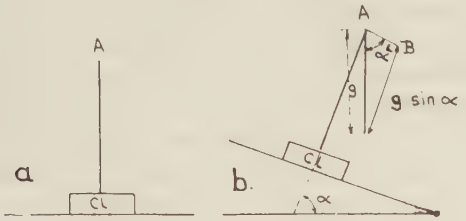


FIG. 43 : Schéma montrant le principe du clinostat à axe oblique

Les résultats sont consignés dans le tableau suivant. Dans l'expérience n° 20 la plante a d'abord été soumise à l'action du clinostat, puis observée en position normale. On notera que pendant les expériences 12, 13, 18 et 19, la tige a fini, sur le clinostat, par s'immobiliser en position d' « enroulement libre ».

CUSCUTA ODORATA à 23°C

N° de l'expérience	Mouvement normal période min	Mouvement normal amplitude mm	Position du clinostat angle α	Position du clinostat valeur g sin α	Mouvement sur le clinostat période min	Mouvement sur le clinostat amplitude mm
1	90	65	30°	g × 0,5		
2	100	72	»	»	97	70
3	80	55-60	»	»	75	60-70
4	100	65	»	»	100	65
5	105	65	»	»	75	60
6	105	75	»	»	90	70
7	115	65	14 ½°	g × 0,25	100	65
8	85	75	»	»	100	65
9	180	65	10°	g × 174	120	65
10	120	55	»	»	env. 180	40
11	90	60	»	»	120	40
12	110	70	6 ½°	g × 0,11	125	70
13	100	65	»	»		65
14	90	80	»	»	110	65
15	80		0°	0	arrêt	
16	85		»	»	»	
17	110		»	»	»	
18	160	60	»	»	»	
19	85	70	»	»	»	
20	150	40	»	»	120	40

c) *Confrontation des résultats et discussion*

Il résulte de nos expériences que, quel que soit l'angle d'inclinaison du clinostat, jusqu'à 6° environ sur l'horizontale (les plantes étant alors soumises à l'action du neuvième de la pesanteur si on ne tient compte que de la compo-

sante g sin α), la circumnutation se maintient généralement et conserve à peu près la même période et la même amplitude qu'en position dressée. Lorsque l'axe du clinostat est horizontal le mouvement s'arrête le plus souvent : une fois pourtant (il s'agit de l'expérience n° 20), nous avons observé un mouvement révolutif (période 120 minutes, amplitude environ 40 mm) sur le clinostat horizontal et la même plante remise en position dressée a conservé son amplitude avec une période de 150 minutes. Sur un clinostat à axe horizontal, des tiges de la même espèce de Cuscute peuvent donc être animées d'un mouvement révolutif ou être immobiles; il se pourrait que cette différence de comportement provienne du fait que, dans certains cas, la tige mise dans cette position, entraînée par son propre poids, se trouve à tout moment inclinée en-dessous de l'horizontale, notamment dans sa région active, ce qui, nous le savons, contrarie la circumnutation; les auteurs qui ont pu observer sur le clinostat horizontal un mouvement d'*enroulement* opéraient sur des plantes soutenues par un tuteur ce qui pouvait empêcher l'inclinaison excessive de tiges trop flexibles.

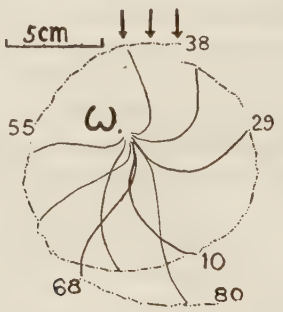


FIG. 44 : *Ipomaea quamoclit* : Circumnutation d'une tige volubile soumise à des secousses en 10, 29, 37, 55, 68 et 75. A divers moments, nous avons esquissé, sur la figure, un dessin de la tige elle-même : on voit qu'elle avait une forme d'hélice et que sa partie supérieure tournait sa concavité en avant dans la direction du mouvement.

Comme toutes les expériences qui reposent sur l'emploi du clinostat, les nôtres sont sujettes à des critiques qu'il ne faut pas oublier : la pesanteur n'est jamais supprimée mais on admet, un peu arbitrairement peut-être que ses effets s'annulent (1) après chaque rotation de l'appareil; de plus ici, nous avons affaire à des plantes flexibles que le clinostat soumet à une agitation lente mais ininterrompue, ce qui pourrait suffire à ralentir le mouvement. Cependant, si le « géotropisme latéral » était soumis à la loi approximative du sinus, on pourrait s'attendre à observer un mouvement progressivement de plus en plus lent à mesure que croît l'inclinaison du clinostat vers l'horizontale : dans nos expériences, la période change peu quand la plante est soumise à l'action normale de la pesanteur ou à sa moitié, à son quart ou à son neuvième; l'excitation « géotropique latérale » ne semble donc pas régir la fréquence du mouvement si ce n'est par une relation de tout ou rien.

(1) En ce qui concerne sa composante perpendiculaire à l'axe de rotation de l'appareil.

H) LA FORME DE LA TIGE EN MOUVEMENT

1) Les faits

Il a été observé (fig. 42 et 44) qu'au cours de leur mouvement révolutif, les tiges volubiles ont souvent leur extrémité libre courbée plus ou moins horizontalement, dans la direction du mouvement (Bremekamp 1912). Si on considère les génératrices géométriques de tiges volubiles non torsadées, il semble que le prolongement anatomique vers le bas de la zone qui est convexe près du sommet ne soit pas encore atteint par la convexité, mais ne doive l'être qu'un peu plus tard, avec un certain déphasage; le mouvement du sommet peut être en avance d'environ 90° sur celui de la base de la partie active.

2) Essai d'interprétation

Nous avons d'abord pensé à attribuer ce décalage à une propagation longitudinale, du sommet à la base, d'une substance de croissance dont la production se ferait au voisinage du bourgeon (dans une zone où le mouvement prendrait donc sa source) et qui produirait l'allongement des diverses parties de la tige au cours de sa propagation (1).

S'il en était ainsi, en sectionnant la partie apicale courbée de la tige, on devrait provoquer régulièrement un arrêt du mouvement révolutif de la partie située immédiatement au-dessus, ce qui n'est pas le cas (cf. chap. 9 § III). On devrait également constater une même période du mouvement révolutif pour la partie nutante toute entière et pour son extrémité supérieure seule. Or cette identité de la période pour les diverses régions de la partie nutante paraît très douteuse si l'on se réfère à certaines expériences dans lesquelles nous avons déplacé vers le haut ou vers le bas la base ω choisie arbitrairement (voir chap. 4). Si par la pensée, on découpe transversalement la partie nutante de la tige en plusieurs segments distincts consécutifs, il est permis de supposer que chacun de ces segments serait capable de présenter des mouvements d'une manière autonome.

Ce ne peut donc être à une action chimique directe qu'est due cette corrélation longitudinale des mouvements, rendue si frappante par son déphasage. Il nous semble beaucoup plus simple de rendre compte de ce phénomène en faisant appel aux « courbures » de Baranetzki dont nous avons parlé un peu plus haut. Or les recherches de Bremekamp, de Ulehla, de Jost et von Ubisch, et de Rawitscher montrent que le géotropisme latéral est localisé dans l'apex de la plante alors que l'autonomie s'applique au mouvement de toute la partie mobile.

Si donc nous décomposons, par la pensée, la partie mobile de la tige en une région inférieure et une région supérieure, nous voyons que (dans une plante dressée) la région inférieure peut se mouvoir autour d'un axe proche de la verticale. La région supérieure, au contraire, est à peu près horizontale, capable de manifester un mouvement autonome de faible amplitude mais elle est surtout

(1) Une différence de phase de 90° entre le sommet et la base de la partie susceptible d'un mouvement actif correspondrait approximativement à un temps de propagation égal au quart de la période du mouvement.

mue par la région inférieure. Elle tourne sur elle-même et présente au cours de la révolution successivement toutes ses faces à l'action de la pesanteur. On pourrait penser que l'apex est soumis aux conditions d'une tige volubile placée sur un clinostat, et interpréter sa courbure « en avant » comme une tendance à se redresser par un mouvement latéral; de toute façon, la sensibilité géotropique latérale localisée dans l'apex de la plante paraît suffire à provoquer la courbure particulière de la région apicale. Cette interprétation est, croyons-nous, conforme à celle de BREMEKAMP.

IV. — CONCLUSIONS GENERALES

A) LA LUMIERE

Nous avons montré que la lumière joue un rôle essentiel dans la circumnutation : la volubilité peut n'apparaître que dans certaines conditions d'éclairement (intensité et périodicité) ; mais une modification de l'éclairement ne peut entraîner l'apparition ou la disparition de la volubilité qu'après un certain délai (plusieurs jours) ; dans le cas général (le *Bowiea* mis à part), lorsque les conditions externes sont favorables au mouvement révolutif, la circumnutation de la région active est un phénomène autonome qui n'est pas directement régi par la lumière mais qui peut seulement s'orienter par rapport à elle, probablement par l'effet d'une réaction phototropique positive affectant la région sous-jacente. Enfin, en ce qui concerne la possibilité d'une influence éventuelle immédiate de la périodicité à rythme quotidien des mouvements foliaires de *Phaseolus*, nous n'avons pu mettre en évidence aucune relation entre la période et l'amplitude de la circumnutation de la tige et le rythme nyctinastique des feuilles.

B) LA PESANTEUR

Le rôle de la pesanteur dans la circumnutation a fait l'objet de très nombreux travaux, particulièrement riches en observations et en considérations théoriques de grande valeur : notre contribution ne saurait prétendre supplanter celles de nos devanciers. La part respective de l'autonomie, du géotropisme latéral et de l'hypercourbure a déjà été judicieusement délimitée (notamment par RAWITSCHER 1932) ; nos observations doivent pour la plupart être interprétées dans le cadre de ces théories.

Les tiges volubiles que nous avons étudiées ont un mouvement nécessairement crienté vers le haut et présentent souvent une courbure apicale latérale : ce sont là sans doute les seules manifestations du « géotropisme latéral ». Le sens du mouvement et sa période sont en revanche liés à un mécanisme purement interne, ce que confirme peut-être le fort coefficient thermique que nous avons observé (voir chapitre 10). Les variations de la vitesse de l'apex au cours de la révolution, en fonction de la cote de hauteur, semblent être un phénomène d'ordre très diffé-

rent dont les théories en cours ne rendent pas compte si ce n'est peut-être, dans une certaine mesure et dans quelques cas, la théorie de l'hypercourbure. D'autres caractères du mouvement peuvent être envisagés dans leurs relations avec la pesanteur : l'amplitude de la trajectoire, la courbure de la tige (mais ici il est difficile de distinguer l'influence mécanique de l'action purement physiologique de la pesanteur), la vitesse de croissance, etc.

En attendant que soit élucidé le mécanisme physiologique de la circumnutation, nous pensons qu'il faut s'en tenir au compromis établi après tant de difficultés entre les théories en présence, le compliquant toutefois de cette sorte de « géomorphose » qui semble relier la vitesse du mouvement à la pesanteur.

CHAPITRE VII

ACTION DES SECOUSSES SUR LES MOUVEMENTS DES TIGES VOLUBILES

I. — INTRODUCTION

Un ralentissement du mouvement révolutif à la suite de secousses a été entrevu par C. DARWIN (1877) chez le *Clerodendron thomsonii* (Verbenaceae) dont la tige effectuait une demi-révolution en 5 heures « immédiatement après que la plante a été secouée en la déplaçant » tandis que la période normale de cette tige était alors de 3 heures environ (constance des conditions externes non précisées). RAWITSCHER (1929 p. 557 et 1932 p. 284), s'appuyant sur les travaux de DARWIN, de BARANETZKI et de BREMEKAMP, suggère également une action des secousses sur la circumnutation. ZELTNER (1932) a signalé des faits analogues chez les vrilles; notons enfin que selon A.P. DE CANDOLLE (1832) les secousses favoriseraient, mécaniquement, l'enroulement.

L'examen attentif de certains relevés d'observations nous a effectivement amené à penser que les chocs pouvaient provoquer des variations dans le mouvement révolutif. Nous commencerons donc par décrire les anomalies que nous avons d'abord remarquées puis nous exposerons nos expériences relatives à l'effet des secousses sur la circumnutation.

II. — PARTICULARITES DU DEBUT DES OBSERVATIONS

A) REMARQUES GENERALES

Lorsque l'on observe un mouvement révolutif selon la méthode que nous avons décrite, on constate souvent, au début de l'observation, des caractères qui ne persistent pas dans la suite; en effet, dans sa position naturelle, la plante avait réalisé un certain équilibre avec le milieu, avec la pesanteur en particulier; au cours de la mise en train de l'expérience, on ne peut éviter les traumatismes dus par exemple à la section du rameau ou à des secousses; on ne peut pas maintenir strictement le rameau dans sa position naturelle; la température du local d'expérimentation n'est pas celle du milieu extérieur; ces raisons, et peut-être d'autres

encore, expliquent les caractères aberrants du début de chaque observation, pendant une heure ou deux : souvent, comme nous l'avons montré (1952), la vitesse est d'abord faible et le sommet de la tige très incliné vers le bas; puis, progressivement, la vitesse s'accélère tandis que le sommet de la tige se redresse et tend à parcourir une trajectoire régulière; à ce moment, les grandeurs qui caractérisent le mouvement (vitesse, hauteur de l'apex, courbure de la tige) commencent à présenter des variations régulières.

B) TIGES VOLUBILES

Nous avons observé, par exemple, le mouvement d'une tige volubile d'*Ipomaea coccinea* dont la cote de hauteur du sommet n'a varié régulièrement qu'après plus d'une heure et dont la vitesse n'a présenté de fluctuations périodiques qu'après trois heures.

Or, la majorité de nos relevés montrent que ces fluctuations périodiques caractérisent les mouvements révolutifs spontanés des plantes observées dans leur position naturelle; dans les conditions habituelles d'expérience, nous sommes donc fondé à considérer les débuts d'observation comme aberrants et comme reflétant les perturbations dont nous avons parlé, tandis que le mouvement révolutif naturel ne réapparaît dans son intégrité qu'après un certain temps.

Dans la conduite des expériences et l'interprétation des résultats, il faut donc tenir compte de ce phénomène; on doit pratiquement prévoir un intervalle d'une heure ou deux par exemple, entre le moment où on place sur son support le rameau à étudier et le moment où on peut admettre que la circumnutation a repris son cours normal. Ce temps varie suivant les espèces, et suivant les précautions prises : ainsi le Houblon ne manifeste guère d'activité révolutive avant 24 heures, tandis que la Cuscute est beaucoup moins sensible aux perturbations. En tout état de cause, nos observations nous ont montré que la régularité du mouvement est le plus souvent le meilleur critère de la spontanéité de ses caractères et de la disparition des perturbations; en cas de doute, nous avons observé la circumnutation de plantes entières cultivées en pots. On pourra se reporter, pour plus de détails, à des exemples décrits dans le chap. 4 (*Dioscorea*, *Ipomaea quamoclit*).

C) VRILLES

On peut rapprocher les faits précédents de ceux observés par A. QUANTIN pour les vrilles; cet auteur a décrit en 1950 un phénomène très remarquable chez les vrilles de Légumineuses (il s'agissait du *Lathyrus tingitanus* L.) ; il a réalisé des observations de diverses durées, allant de 4 à 12 heures et il a constaté que *les observations courtes donnent des résultats différents des longues*. Pour des observations de 10 ou 12 heures, la cote de hauteur, le rayon efficient et la vitesse tendent à présenter des variations parallèles et leurs valeurs maximales et minimales coïncident de 8 à 9 fois sur 10; pour les observations courtes, au contraire, ces coïncidences peuvent ne se produire que 5 fois sur 10. On pourrait rendre compte de ce fait en admettant que ces grandeurs sont astreintes à subir des variations parallèles selon une loi dans laquelle figurerait un facteur de probabilité; selon cette loi, les valeurs extrêmes de la cote de hauteur, de la vitesse et de la courbure coïncideraient par exemple 80 fois sur 100 mais ce pourcentage ne s'appliquerait qu'à un nombre minimal de révolutions, une vingtaine par exemple.

A. QUANTIN a tracé les graphiques représentant les variations du pourcentage des « coïncidences » en fonction de la durée des observations; ces graphiques débutent tous par une ligne irrégulière (pour des observations de 4 à 6 heures les pourcentages de coïncidences sont variables) mais ils se terminent tous par un plateau : pour les observations de durée supérieure à 6 ou 8 heures, le pourcentage des coïncidences ne varie guère. Ce plateau indiquerait ainsi la proportion limite des coïncidences; son début correspondrait au nombre minimum de révolutions sur lequel doit porter une observation pour que la loi statistique soit valable.

Cependant, les courbes de A. QUANTIN donnent assez régulièrement pour les observations de courte durée des pourcentages de concordances inférieurs à ceux des observations longues; cela ne paraît pas imputable au hasard mais bien plutôt à des anomalies dans les débuts de chaque observation, aux traumatismes divers qui ont accompagné la mise en observation des plantes.

En effet, reprenons les résultats de A. QUANTIN; essayons de calculer dans chaque cas envisagé la durée totale des révolutions qui se sont effectuées sans coïncidences. Considérons, par exemple, une série d'observations à minimums de hauteur positifs de durée comprise entre 5 et 6 heures (soit une durée moyenne d'environ 5 h 30) ; le pourcentage des coïncidences des minimums de hauteur et de rayon efficient est de 66,7 %; il y a donc 33,3 % des minimums qui n'ont pas coïncidé, ce que nous assimilerons approximativement à une durée de révolution irrégulière égale à 5 h 30 $\times$ 0,333 = 1 h 50. Si nous appliquons ce mode de calcul, dont nous ne nous dissimulons pas le caractère un peu artificiel, à l'ensemble des données de A. QUANTIN, pour « maximum de hauteur positif », nous obtenons les résultats suivants :

durée des observations	4-5 h	5-6	6-7	7-8	8-10	10-12
absence de coïncidence entre les maximums de hauteur et de vitesse	34 min	33	33	38	42	49
de hauteur et de rayon	84	66	46	50	54	58
de vitesse et de rayon	101	82	79	76	87	93
vitesse, rayon, hauteur	116	99	92	80	97	113

De ces chiffres, il semble découler que, quelle que soit la durée des observations, les maximums de hauteur, de rayon efficient et de vitesse coïncident, sauf pendant une moyenne de 38 minutes pour la hauteur et la vitesse, 60 minutes pour la hauteur et le rayon, etc... Ces coïncidences ne s'instaurent pas brusquement, ce qui peut expliquer les 90 minutes, en moyenne, pendant lesquelles les maximums de vitesse et de rayon ne coïncident pas et les 100 minutes de non coïncidence des maximums de vitesse, hauteur et rayon.

Les divers graphiques de A. QUANTIN, étudiés de façon similaire, peuvent être interprétés de la manière suivante (1) :

1) On peut calculer les pourcentages définitifs de coïncidences vers lesquels tendent les mouvements des vrilles envisagées. On obtient approximativement :

pour MH positif : MH et MV, MH et MR, MR et MV et MH, MR et MV près de 100 % de coïncidences

pour MH négatif : MH et MV, MH et mR, mR et MV, et MH, mR et MV de de 86 à 88 %

(1) Les symboles MH, MV et MR désignent les maximums de vitesse, de cote de hauteur et de rayon efficient; mH, mV et mR leurs minimums. D'après les définitions données par A. TRONCHET dès 1942 la cote de hauteur est positive ou négative selon que le sommet de la vrille est au-dessus ou au-dessous du plan horizontal passant par sa base.

Les pourcentages établis d'après les minimums de hauteur sont moins réguliers
pour H positif : compris entre 100 % (mH et mV) et 77 % (mH, mV et mR)
pour H négatif : MR et mV : 98 %, mH et MR : 87 %; mH et mV : 78 %
et mH, MR et mV : 73 %

2) Nous avons signalé plus haut que le pourcentage des coïncidences qui caractériserait un mouvement (s'il est inférieur à 100) ne pourrait être établi que d'après des observations suffisamment longues; l'analyse des graphiques relatifs à H négatif montre un cas où un minimum d'une dizaine d'heures s'avérerait nécessaire.

3) Enfin, l'ordre dans lequel s'instaurent ces coïncidences varie suivant les cas considérés :

MH positif :	MV-MH	MH-MR	MR-MV	MR-MV-MH
mR positif :	mR-mH	mH-mV	mR-mV	mR-mV-mH
MH négatif :	MV-MH	mR-MV	mR-mH	mR-mV-mH
mH négatif :	mV-mH	MR-mV	MR-mH	MR-mV-mH

De ce qui précède, on pourrait conclure qu'au cours d'une expérience les valeurs extrêmes de la vitesse tendent d'abord à coïncider avec celles de la hauteur, puis avec celles du rayon efficient, puis celles du rayon avec celles de la hauteur. Mais nous ne prétendons pas donner à ces résultats une valeur générale. Nous avons simplement voulu montrer les perturbations que peut subir un mouvement révolutif de vrille à la suite de la mise en train d'une expérience.

Qu'il s'agisse de tiges volubiles ou de vrilles, les perturbations sur lesquelles nous venons d'insister ne diminuent pas l'intérêt des *débuts* des observations; au contraire, leur étude nous a amené à analyser les causes de ces perturbations et à mettre en évidence l'influence de divers facteurs sur les mouvements (secousses...). Nous reviendrons sur ces problèmes à propos de l'étude de l'action de ces facteurs; nous y reviendrons aussi à propos de l'interprétation de certaines expériences.

III. — ACTION DES SECOUSSES SUR LA CIRCUMNUTATION

A) DONNEES GENERALES

En 1860, W. Hofmeister découvrait que les tiges en voie de croissance, soumises à des secousses, subissent un mouvement de courbure. Ce phénomène est devenu classique et Molisch et Biebl le proposent comme sujet d'une expérience simple « sans appareil »; les auteurs en donnent la description suivante : soit une tige dressée d'*Erigeron canadense;* on la frappe une ou plusieurs fois avec une canne; aussitôt se produit une courbure de l'extrémité encore plastique de la tige; l'apex se penche du côté frappé.

Selon Hofmeister (1860), Prilleux (1868), Molisch (repris par Molisch et Biebl 1949), ceci se produit chez les tiges ou parfois les feuilles de nombreuses plantes; dans la liste suivante figurent des espèces chez lesquelles nous avons observé ce phénomène (B), celles qui ont été signalées par Hofmeister (H), par Prilleux (P) et par Molisch et Biebl (M) (cette liste donnera quelque idée de la fréquence de ce phénomène) :

Onoclea sensibilis, *Pteridium aquilinum*, *Osmunda regalis* (P), *Marsilea drummondii* (B), *quadrifolia*, *Alisma plantago*, *Asphodelus ramosus* (P), *Anthericum ramosum* (H, P), *Allium acutangulum*, *carinatum*, *flavum*, *Ornithogalum ecklonii* (P), *Asparagus officinalis* (H, P), *Smilax aspera*, *laurifolia* (P), *Dioscorea* sp. (B), *Corylus maxima* (P), *Humulus lupulus*, *Polygonum convolvulus* (B), *Fagopyrum* (M), *Amaranthus gangeticus* (B), *retroflexus* (H, M), *tristis* (H), *Clematis flammula* (P),

glauca (H, P), *Berberis vulgaris* (P), *Menispermum canadense* (H), *Eschscholtzia californica* (B), *Papaver rhoeas*, *Heuchera americana*, *macrophylla*, *Philadelphus speciosus*, *verrucosus* (P), *Rubus idaeus* (H), *Agrimonia odorata* (H), *Poterium verrucosum*, *Rosa centifolia* (P), *Prunus domestica* (H), *laurocerasus*, *Sophora alopecuroides* (P), *Melilotus albus* (B), *Wistaria chinensis* (H, B), *Robinia pseudacacia* (H), *Colutea arborescens*, *orientalis*, *Astragalus vimineus* (P), *Glycirrhiza echinata* (H), *glandulifera* (P), *Vicia cracca* (B), *faba* (H), *Phaseolus multiflorus* (H, B), *Mercurialis annua* (B), *Impatiens noli tangere* (H, M), *Vitis hederacea* (H, P, M), *vinifera* (H, P) (tige et vrilles), *Cissus pubescens*, *Althaea armeniaca*, *narbonensis* (P), *rosea* (H), *taurinensis* (P), *Anoda hastata*, *wrightii*, *Hibiscus trionum* (B), *Tamarix indica*, *Elaeagnus angustifolia* (P), *Lythrum* (M), *Oenothera amoena* (H), *mollissima*, *odorata*, *stricta* (B), *Clarkia elegans* (H), *Lopezia coronata*, *Statice sinuata* (B), *Syringa vulgaris*, *Sweertia perennis*, *Apocynum cannabinum*, *venetum* (P), *Periploca graeca* (B), *Vincetoxicum nigrum* (P), *Convolvulus sepium* (H), *Ipomaea bona nox*, *hederacea*, *quamoclit* (B), *Phlox maculata*, *Phacelia congesta*, *tanacetifolia*, *Omphalodes linifolia*, *Anchusa officinalis*, *Echium vulgare*, *Teucrium arduini*, *Rosmarinus officinalis* (P), *Dracocephalum moldavicum*, *Coleus ingratus*, *Nicandra physaloides* (B), *Lycium europaeum*, *sinense* (P), *Physalis peruviana*, *Solanum nigrum* (B), *pubigerum*, *tuberosum* (P), *Datura stramonium* (H), *Nicotiana multivalvis*, *paniculata*, *Schizanthus pinnatus* (P), *Nemesia floribunda* (B), *Verbascum* (M) *blattaria* (H), *floccosum*, *phlomoides*, *pyramidatum*, *thapsoides* (P), *Linaria repens* (H), *Antirrhinum majus*, *Scrophularia campestris*, *orientalis* (P), *Hebenstreitia dentata* (B), *Veronica excelsa*, *spuria* (P), *Digitalis purpurea* (M), *Thunbergia*, *Galium rubioides* (P), *verum* (B), *Sambucus nigra* (H), *Lonicera sempervirens*, *Centranthus ruber*, *Dipsacus pilosus* (P), *Scabiosa columbaria* (H, B), *ochroleuca*, *succisa* (B), *Cucurbita pepo* (H), *Campanula glomerata*, *peregrina*, *Platycodon autumnale* (P), *Solidago ulmifolia*, *Aster herveyi* (P), *Erigeron canadense*, *Helianthus annuus* (H), *Verbesina encelioides* (B), *Coreopsis tripteris*, *Chrysanthemum multifidum*, *Tanacetum aucherianum*, *Achillea ligustica*, *Senecio coriaceus*, *eudorus*, *Calendula officinalis* (P), *Echinops exaltatus* (H), *Cirsium ferox*, *Centaurea glastifolia*, *Crepis polymorpha*, *pulchra*, *Picridium vulgare*, *Hieracium andryaloïdes*, *rigidum*, *sabaudum* (P), *Hypochaeris glabra* (B), *Lactuca sativa* (H, P), *Sonchus arvensis maritimus* (P), *Iva xanthifolia* (H), *Sanvitalia procumbens* (B).

C'est sans doute à ce phénomène que doit être rapporté l'aspect incliné de nombreuses jeunes pousses après les pluies violentes : il s'agit donc probablement d'une propriété assez générale des plantes en voie de croissance. Selon la description donnée par MOLISCH puis par MOLISCH et BIEBL un allongement de 0,5 à 3,5 % affecte la face qui devient convexe, tandis que la face concave subit un raccourcissement de 0 à 2 %; le raccourcissement est assez net d'après PRILLEUX. Ce n'est pas, comme le croyait HOFMEISTER, une réaction à une excitation, une séismonastie véritable, mais, selon MOLISCH, une simple conséquence mécanique de la plasticité, de l'extensibilité et de la faible élasticité des tissus que comporte la zone d'élongation.

B) OBSERVATIONS SUR LES TIGES VOLUBILES

Nous avons étudié les manifestations similaires que présentent les tiges volubiles soumises à des chocs, ainsi que les modifications corrélatives de leur mouvement révolutif. Dans un travail préliminaire, nous avons indiqué que les secousses entraînent chez les tiges volubiles un abaissement de l'apex, lié à une accentuation de la courbure et un arrêt brusque du mouvement qui repart ensuite progressivement et peut reprendre son allure normale après un quart d'heure environ. Sous l'action d'un choc les parties convexes accentuent généralement leur convexité, ce qui se traduit par une brusque diminution de hauteur et parfois, sur la projection horizontale, par un bond en avant dans le sens du mouvement.

Chez l'*Ipomaea bona nox* L., de légères secousses ont entraîné, par leur répétition, un mouvement saccadé progressif sur une ligne à peu près droite inclinée de 45° sur la trajectoire normale, ce qui montre que les effets des secousses succes-

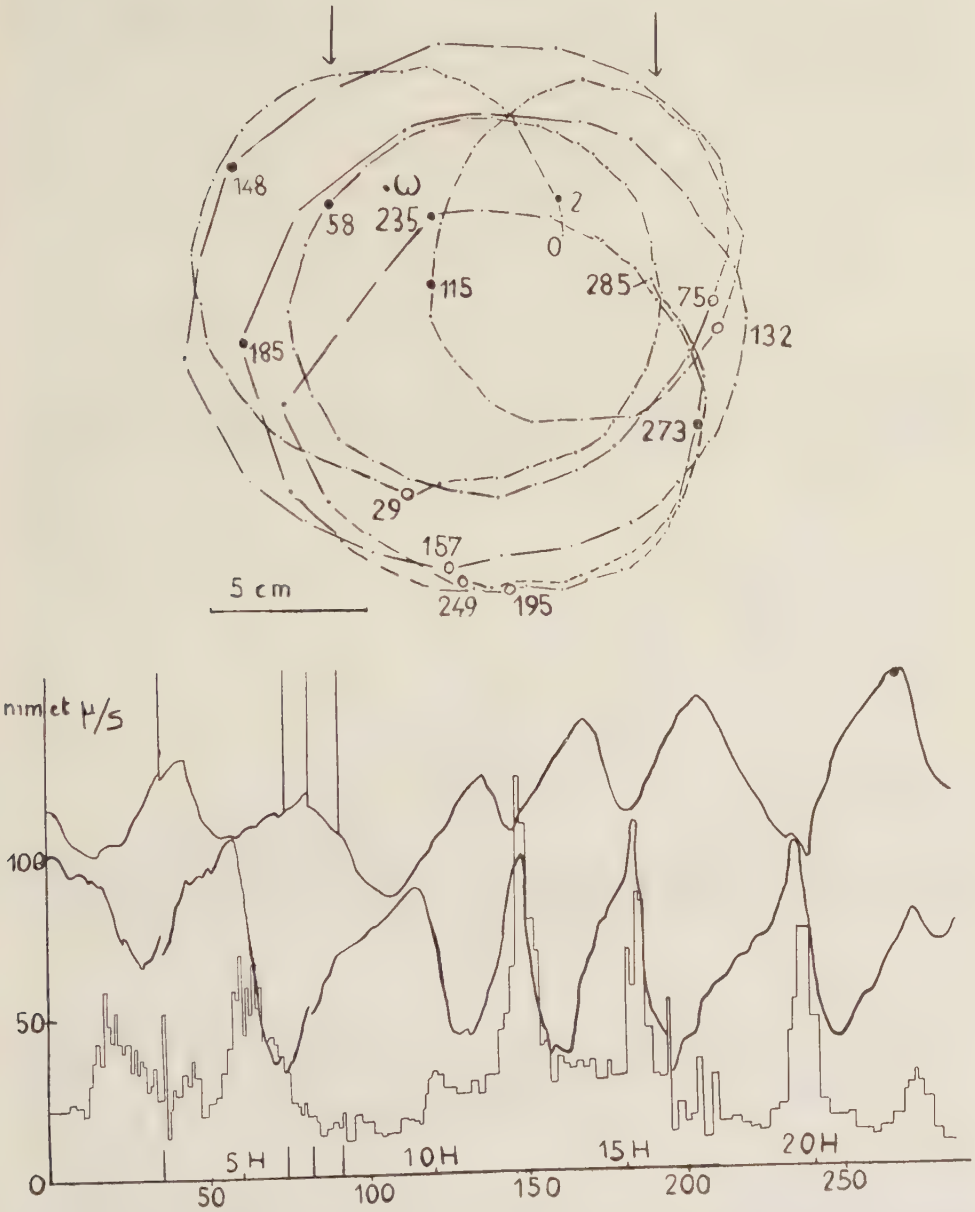


FIG. 45 : *Ipomaea hederacea.* Circumnutation d'une tige volubile observée pendant 23 h. 45. En haut, projection horizontale du mouvement (les gros points noirs et les cercles blancs désignent les maximums et les minimums de la cote de hauteur). En bas, variation du rayon efficient (courbe supérieure), de la cote de hauteur (courbe intermédiaire) et de la vitesse (courbe inférieure en escalier); les lignes verticales représentent le moment où des secousses ont été infligées à la plante.

sives peuvent s'accumuler. Dans cette espèce, les secousses sont suivies, suivant la règle générale, d'une diminution de hauteur et d'un ralentissement (voir par exemple fig. 46).

Chez le *Periploca graeca* L. (Apocynacées), nous avons observé également, en projection horizontale, une avance brusque, parfois faible, accompagnée d'une augmentation de OS', d'une diminution de hauteur et de rayon efficient et d'un léger ralentissement.

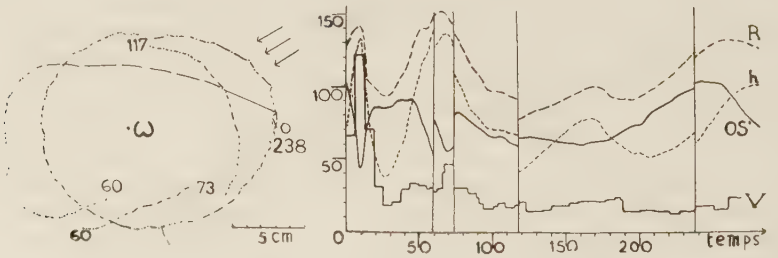


FIG. 46 : *Ipomaea bona nox*. Circumnutation d'une tige volubile; à gauche, projection horizontale du mouvement; à droite, variations de R, h, OS' et V, pendant 23 heures consécutives; le temps est compté par intervalles de 5 minutes, la vitesse est exprimée en mm/30 minutes. Les lignes verticales représentent des secousses infligées à la tige; les deux premières seules ont été suivies d'une diminution brusque de la vitesse.

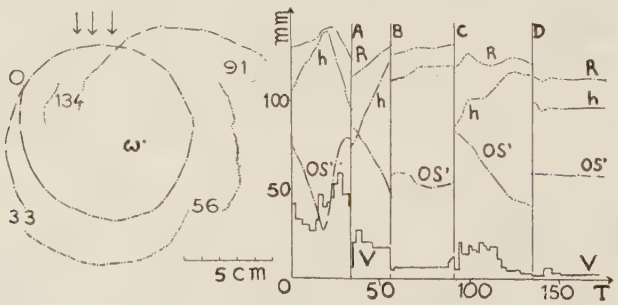


FIG. 47 : Action des secousses sur une tige de *Phaseolus multiflorus*. A gauche, projection horizontale du mouvement; à droite, variations des grandeurs V (en mm par 5 minutes), R, h et OS' (composante horizontale de R). Les secousses ont été effectuées en A, B, C et D. Durée de l'observation : 14 heures 30 minutes.

L'action des secousses chez l'*Ipomaea hederacea* Jacq s'est manifestée par un léger bond en avant sur la trajectoire, accompagné d'une baisse de hauteur et d'un ralentissement. La figure 45 montre la diminution de la cote de hauteur et du rayon efficient sous l'action de secousses. Nous avons fait un essai sur une tige de *Phaseolus multiflorus* WILLD. (fig. 47); son mouvement était lent (de l'ordre d'une révolution en 4 h) surtout à la fin de l'observation où s'était produit une sorte de blocage dû, peut-être, à un arrêt de la circulation (la base immobilisée de la tige était légèrement écrasée). Des secousses d'intensité définie (consistant, chacune, à abaisser le bourgeon terminal au niveau horizontal de O et à le remonter au niveau primitif en 1 seconde environ) ont toutes entraîné une chute de h et de R et un brusque ralentissement. La projection horizontale du mouve-

ment se présente comme une série d'arcs de spires; à chaque secousse, la projection horizontale s'écarte brusquement de O et la hauteur diminue, puis le mouvement s'arrête presque; enfin la vitesse reprend lentement sa valeur initiale, en même temps que l'extrémité de la tige remonte et que R augmente.

Des essais effectués chez l'*Ipomaea quamoclit* nous ont donné des résultats analogues (fig. 44, chap. 6).

Nous avons noté un déplacement brusque et un ralentissement momentané chez le *Polygonum convolvulus* L. et les *Dioscorea;* nous avons observé une réaction aux secousses chez l'*Humulus lupulus*, le *Thunbergia coccinea* Wall. (Acanthacées) et la Glycine, *Wistaria chinensis* DC. Les secousses peuvent aussi produire une rétraction (une diminution du rayon efficient) chez les vrilles.

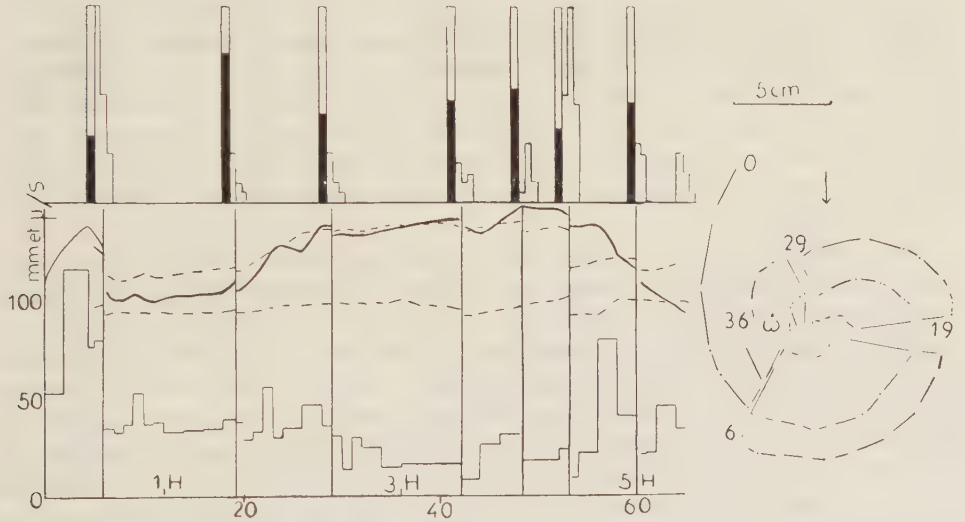


FIG. 48 : *Ipomaea hederifolia*. Circumnutation d'une tige volubile soumise à des secousses.
— A droite, projection horizontale du mouvement de l'apex et de deux nœuds inférieurs, pendant les trois premières heures de l'expérience.
— A gauche, le graphique inférieur représente les variations de la vitesse (courbe en escalier), de la cote de hauteur de l'apex (courbe continue épaisse) et de celle des deux nœuds inférieurs (lignes pointillées). Les lignes verticales indiquent les secousses.
— En haut, pour chaque groupe de secousses on a représenté, de gauche à droite, les valeurs des quatre éléments suivants :
1) le rapport (zone noire) de la vitesse moyenne observée dans les 5 minutes qui suivent les secousses à la vitesse des 5 min précédentes; la zone blanche au-dessus représente donc la diminution relative de la vitesse.
2) la diminution de la cote de hauteur de l'apex rapportée à la diminution qui a suivi le premier groupe de secousses.
3) et 4) la diminution de la cote de hauteur des deux entrenœuds envisagés, rapportée à la diminution de celle de l'apex lors des premières secousses.

Enfin, nous décrirons une expérience faite sur l'*Ipomaea hederifolia* (fig. 48) ; au cours d'une observation d'une durée de 5 h 30 minutes, à 7 reprises nous avons soumis une tige en mouvement à des secousses d'intensité à peu près définie (abaissant 5 fois de suite le bourgeon terminal à la hauteur du point d'immobilisation et le remontant chaque fois au niveau primitif en 1 seconde

environ). Les conditions externes étaient, bien entendu, sensiblement uniformes. La première série de chocs s'est traduite par une diminution sensible de la cote de hauteur, du rayon efficient et de la vitesse; dans la suite de l'expérience, il semble qu'au contraire l'effet de l'opération allait en s'amoindrissant; cette conclusion (qui tend à montrer qu'après quelques secousses l'état normal de la tige se rétablit difficilement) repose non seulement sur l'expérience de la fig. 48 mais sur de nombreuses autres (voir par exemple les fig. 46 et 47).

IV. — CONCLUSION

Nous relierons d'abord les résultats précédents à ceux du paragr. II consacré aux « particularités du début des observations » : il est nécessaire de secouer le moins possible les tiges volubiles dont on se propose d'étudier le mouvement révolutif normal. Malgré toutes les précautions qu'on peut prendre, la première révolution est presque toujours entachée d'anomalies imputables sans aucun doute, au moins partiellement, aux chocs inévitables qui accompagnent la mise en train des expériences.

Le mouvement d'infléchissement que présentent les tiges volubiles soumises à des secousses, paraît en tous points analogue au phénomène décrit par HOFMEISTER; il répond de manière stricte à la définition d'une séismonastie, mais il est cependant très différent des séismonasties classiques (1) qui sont notamment beaucoup plus spectaculaires et affectent des organes bien délimités, souvent munis d'articulations motrices. Aussi croyons-nous avec PRILLEUX (1868) et MOLISCH qu'il ne s'agit pas d'une réaction à une excitation au sens habituel de ces termes. Mais l'interprétation de ces auteurs (mouvement dû à la plasticité des tissus secoués) est peut-être insuffisante : le choc pourrait entraîner des variations de turgescence et de tension des tissus, ou encore diminuer brutalement la cohésion entre les cellules.

Il résulte de nos observations qu'*au brusque abaissement de l'apex des tiges secouées, s'ajoute parfois, chez les tiges volubiles, un mouvement vers l'avant, dans le sens de la trajectoire;* c'est là une simple conséquence de la forme hélicoïdale de ces organes : *la secousse est avant tout suivie d'une augmentation de*

(1) Cf. par exemple les ouvrages généraux de SACHS (1874), HECKEL (1875), DARWIN (1882), PFEFFER (1912), HABERLANDT (1924), GUTTENBERG (1926), BÜNNING (1953), etc., et les nombreuses études spéciales sur les feuilles des *Oxalis* (DUTROCHET 1837, VIRZI 1930), du *Robinia pseudacacia*, du *Biophytum sensitivum*, de divers *Mimosa* (PFEFFER *in* SACHS 1874, PFEFFER 1912, BOSE 1913, TRABUCCHI, BÜNNING 1934 et 1952, TORIYAMA, HESSE et SCHILDKNECHT 1956, etc.), du *Dionaea muscipula*, sur les pétales de certaines espèces de *Gentiana* (BREMEKAMP 1915, GOEBEL 1915, BÜNNING 1929, CZECH 1931), le labelle du *Megaclinium falcatum* (MORREN 1842), chez les étamines de certaines Berberidacées (HECKEL 1874), Cynarées et Chicoracées ou du *Sparmannia africana* (BÜNNING 1934), chez les lobes stigmatiques des *Mimulus*, *Martynia* ou du *Goldfussia anisophylla*, enfin chez le gynostème des *Stylidium* (MORREN 1837 et 1838, BURNS 1900). Du phénomène de HOFMEISTER et des seismonasties pourraient être rapprochées les observations de KAHL (1951) et de STOLKER et ROSS (1956) sur l'action des secousses sur la structure du cytoplasme végétal, celles de WILLIAMS (1949) relatives aux stomates, et, dans un autre ordre d'idées, celles de HABERLANDT (1908) sur la sensibilité géotropique.

la courbure normale, que celle-ci soit plane ou gauche. Il n'est pas impossible que cette remarque trouve son explication dans des caractères particuliers aux tissus compris dans le plan qui passe par le milieu des faces concave et convexe des tiges.

Enfin, *le ralentissement du mouvement que nous avons observé, en relation avec l'abaissement de l'apex, à la suite d'une secousse, ne saurait être considéré comme un simple phénomène mécanique* (conception valable pour la courbure elle-même). Il nous semble qu'on pourrait en donner deux types d'interprétations : soit admettre que la vitesse angulaire est directement fonction de la hauteur du sommet, ici comme dans le cas du mouvement normal à cote de hauteur et vitesse variables, soit attribuer le ralentissement à l'action directe des secousses, celles-ci pouvant alors (indépendamment de leur effet sur la courbure) perturber, voire traumatiser, les tissus, gêner la croissance et empêcher le déplacement circulaire de la zone d'élongation maximale. Le problème n'est peut-être pas d'une solution simple.

CHAPITRE VIII

EFFETS DE LA SUBMERSION, DE LA PRIVATION D'EAU ET DE L'ANESTHESIE SUR LE MOUVEMENT REVOLUTIF

I. — INTRODUCTION

Nous groupons dans ce chapitre les résultats de trois types d'expériences qui se sont toutes traduites par un ralentissement ou un arrêt de la circumnutation.

II. — COMPORTEMENT DE TIGES VOLUBILES ARTIFICIELLEMENT SUBMERGEES

A) POSITION DU PROBLEME

Il ne semble pas qu'on ait beaucoup étudié l'effet de la submersion dans l'eau sur le mouvement des tiges volubiles. HOSSEUS (1903) mentionne que les mouvements des folioles du *Desmodium gyrans* ne sont pas modifiés par la résistance de l'eau; SCHRANK (1953) étudie l'inhibition des courbures géotropiques de coléoptiles d'*Avena* décapités et remplis de solutions conductrices; en ce qui concerne les plantes grimpantes, signalons les expériences de DE VRIES (1880 b) qui mettait des vrilles dans l'eau sous une cloche à vide, raréfiait l'air et, par ce procédé, « injectait » de l'eau dans ses vrilles : les vrilles ainsi traitées ont montré une irritabilité plus grande que les vrilles normales et l'auteur a pu comparer l'effet de l'eau pure et celui de différentes solutions salines sur des vrilles d'espèces diverses, jeunes ou âgées.

Cet exposé montre la complexité des phénomènes que peut provoquer la submersion d'une plante dans l'eau ordinaire : résistance mécanique au mouvement, imbibition des tissus et par là modifications de la turgescence, changements des différences de potentiel électrique entre les diverses régions de la plante (sans compter la privation d'air, la poussée d'Archimède qui peut inhiber l'effet de la pesanteur, etc.).

B) EXPERIMENTATION

Nos expériences se rapportent au *Cuscuta odorata* : nous avons étudié d'abord le mouvement d'exploration libre de jeunes pousses volubiles sous une température de 23°C; les plantes étaient observées dans un bocal que nous avons ensuite rempli d'eau ordinaire à 23°C : immédiatement l'apex s'est relevé (poussée d'Archimède) et le mouvement s'est arrêté. Après 30 minutes, nous avons enlevé l'eau et le mouvement a repris presque instantanément son cours normal. L'expérience répétée avec 24 heures de submersion n'a pas permis de voir la reprise du mouvement.

III. — EFFETS DE LA PRIVATION D'EAU SUR LE MOUVEMENT REVOLUTIF

A) GENERALITES ET HISTORIQUE

Nous avons vu qu'un des caractères anatomiques les plus frappants des plantes grimpantes est l'importance de leur appareil conducteur (des exceptions existent cependant et concernent par exemple l'*Hedera helix*, à l'aspect de xérophyte ou les *Cuscuta*) ; cette importance est liée à celle de la fonction conductrice dans ces plantes. Il n'est donc pas étonnant que les travaux portant sur l'ascension de la sève s'appuient souvent sur les lianes : les *Vitis*, les *Clematis* sont un excellent matériel pour réaliser des expériences devenues classiques (voir parmi beaucoup d'autres les travaux de HALES, GAUDICHAUD 1836, H. MOLISCH 1898 et 1920, O. RENNER 1911, BERGER 1931, COSTER 1932, TAMMES 1938, PETRITSCHEK 1953, SCHOLANDER et coll. 1955 et 1957, GESSNER 1956, etc.) ; rappelons ici que, selon COSTER, l'ascension de la sève atteint la vitesse de 2,50 m/min chez l'*Aristolochia brasiliensis*. L'influence de la privation d'eau sur la circumnutation a été étudiée de 2 manières. FRITZSCHE (1899) observait des plantes entières cultivées dans de la terre qu'il laissait se dessécher : assez vite, le mouvement se ralentissait et s'arrêtait (il est d'observation courante que les plantes volubiles, en période de sécheresse, suspendent leur mouvement d'enroulement tandis que leur apex flétri s'incline vers le bas mais qu'un apport d'eau au sol permet la reprise d'une vie normale). Plus récemment, A. et J. TRONCHET (1953 b) obtenaient des résultats comparables à ceux de FRITZSCHE avec des rameaux volubiles (*Polygonum baldschuanicum*) détachés de la plante, dont la base, sectionnée, baignait ou non dans l'eau. L'intérêt de ces expériences est de montrer d'une part que l'alimentation en eau est nécessaire à la manifestation de la volubilité et d'autre part qu'une tige sectionnée, laissée à l'air pendant 8 heures, reprend son activité normale quand on met dans l'eau son extrémité inférieure; cette dernière assertion pourrait être considérée comme un argument contre la « théorie de la cohésion » selon laquelle la sève ne monte dans les éléments conducteurs que si elle y est continue et n'est pas interrompue par des bulles d'air (mais cet argument n'a évidemment pas plus de signification que la reprise de turgescence de très nombreuses plantes coupées flétries, quand on les met dans l'eau : il pourrait être intéressant d'examiner si *tous* les éléments conducteurs d'un rameau coupé de *Polygonum baldschuanicum*, après 8 h de privation d'eau, contiennent de l'air).

Les observations de A. et J. TRONCHET concernent :

1) le ralentissement et l'arrêt du mouvement d'une tige de *Polygonum baldschuanicum* d'abord alimentée puis privée d'eau;

2) l'observation d'un rameau détaché à sec, maintenu sans eau pendant 8 h, puis immergé dans l'eau par sa partie inférieure qui « le lendemain » présentait un mouvement normal;

3) la reprise du mouvement chez un autre rameau d'abord privé d'eau (35 minutes) puis immergé par sa base; cette reprise du mouvement s'effectue progressivement.

B) OBSERVATIONS PERSONNELLES

1) Espèces volubiles autotrophes

Nous avons observé chez *un même rameau* le mouvement normal (base de la tige dans l'eau), le ralentissement et l'arrêt après privation d'eau et la reprise du mouvement après une nouvelle immersion. Nos expériences concernent les *Ipomaea purpurea* et *coccinea*. La figure 49 montre les stades de ralentissement (avec abaissement de l'apex : lorsqu'un arrêt de la circumnutation se produit, l'apex continue à se mouvoir *vers le bas*) et de reprise du mouvement; ils font apparaître en particulier le décalage dans le temps entre la privation d'eau et le ralentissement de la circumnutation, la nouvelle immersion et la reprise du mouvement. Ce décalage reflète probablement le temps que met la sève à monter de la base de la tige à la région mobile : il serait intéressant, pour s'en assurer, de chercher par exemple s'il y a une relation entre ce décalage et la longueur du rameau ou l'humidité atmosphérique.

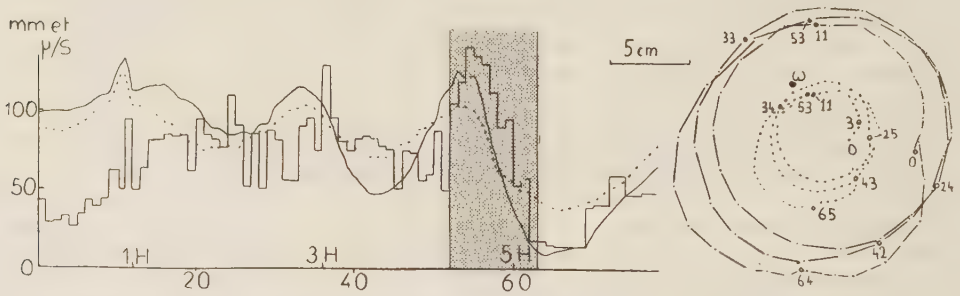


Fig. 49 : *Ipomaea coccinea*. Circumnutation d'une tige volubile observée pendant 6 h 10. A droite projection horizontale du mouvement de l'apex et d'un nœud inférieur. A gauche, variations de la vitesse de l'apex (courbe en escalier), de sa cote de hauteur (courbe continue, supérieure) et de celle du nœud considéré (....). La tige a été privée d'eau pendant la période représentée en grisé. Lumière diffuse.

2) Cas particulier de la Cuscute

Les Phanérogames parasites ou hémiparasites qui doivent leur alimentation en eau à leur hôte présentent souvent dans nos régions des caractères qu'on peut considérer comme xérophytiques (croissance lente et épaisse cuticule du *Viscum*, feuilles réduites des *Orobanche* ou des *Cuscuta*, petit calibre des éléments ligneux de ces diverses plantes). Dans le cas de la Cuscute, la croissance en longueur est rapide, plus que celle de son hôte, mais non la croissance en diamètre ni sans doute en poids sec; Mme J. Tronchet a pu observer le développement de plantules de *Cuscuta* en l'absence d'eau (après une simple humectation des

graines) ; nos propres essais avec des tiges adultes de *Cuscuta odorata* (jeunes pousses volubiles prélevées sur des plantes vigoureuses développées sur leur hôte) sectionnées et mises en position dressée nous ont montré qu'en l'absence d'eau, le mouvement révolutif se maintient pendant plus de 48 heures; nous manquons de données numériques sur les caractères de ce mouvement.

IV. — ANESTHESIE DES TIGES VOLUBILES PAR L'ETHER

A) INTRODUCTION

Les anesthésiques ont des effets très variés sur les plantes; STILES (1950) relate par exemple l'effet de l'éther sur la photosynthèse ou sur la sensibilité géotropique, CHOUARD (1951) son effet sur les manifestations de la périodicité annuelle; HECKEL (1874 a et 1876 b), HOSSEUS 1903, BOSE et DAS (1923), etc. ont particulièrement étudié son action sur les mouvements spontanés, les nasties et la croissance tandis que KABSCH (1862), CORRENS (1892), etc. abordant un problème connexe ont étudié l'influence de la pression et de la composition de l'air sur les mouvements des étamines de *Berberis* et sur la sensibilité thigmotropique.

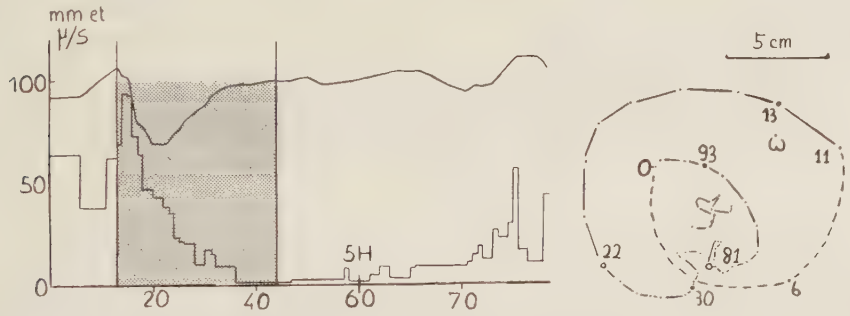


FIG. 50 : *Ipomaea coccinea*. Circumnutation d'une tige volubile observée pendant 6 h 45. A droite, projection horizontale du mouvement de l'apex et d'un nœud inférieur. A gauche, variations de la cote de hauteur et de la vitesse. La plante a été traitée par l'éther (voir dans le texte) pendant la période représentée en grisé. Lumière diffuse.

B) METHODE D'EXPERIMENTATION

Nous avons expérimenté sur le mouvement des tiges volubiles non pas en plaçant nos plantes dans des atmosphères de telle ou telle concentration en éther mais en faisant plonger la base des rameaux sectionnés dans des flacons contenant soit de l'eau, soit de l'eau éthérée, soit de l'éther pur; les flacons étaient munis d'un bouchon en caoutchouc percé d'un trou dans lequel la tige était fixée : nous avons vérifié que la tige ne présentait pas de traumatisme dû à l'action du bouchon et que le flacon était, en première approximation, hermétiquement clos.

C) RESULTATS

Un rameau d'*Ipomaea hederifolia* plongeant par sa base dans de l'eau éthérée à saturation (température voisine de 24°C) a continué à circumnuter de manière sensiblement normale pendant plus de 2 heures d'observation; dans les mêmes conditions, une tige de *Phaseolus multiflorus* s'est dressée et après 30 min s'est immobilisée, son apex présentant un « enroulement libre ».

En plaçant la base de la tige dans de l'éther pur (rameau d'*Ipomaea coccinea* de 35 cm de longueur) nous avons observé le ralentissement puis l'arrêt à peu près complet du mouvement après une heure environ; replaçant la base de la tige dans de l'eau ordinaire, nous avons constaté la reprise progressive de la circumnutation qui, après 2 ou 3 heures, présentait des caractères normaux (fig. 50).

V. — CONCLUSIONS

A) SUBMERSION

Le fait que le mouvement ait repris son cours normal après 30 minutes d'arrêt montre que l'activité révolutive a été entièrement suspendue pendant ce temps, environ égal à la moitié d'une période : il aurait pu se faire en effet que la circumnutation ne se manifeste pas mais que le phénomène inconnu, polarisé latéralement, qui la détermine continue de se déplacer (ce qui se serait traduit par un changement complet de la trajectoire au moment de l'émersion) : il n'en a rien été et l'immersion semble agir comme d'autres facteurs inhibant le mouvement (anesthésie, privation d'eau, froid, etc.) pour lesquels la même remarque pourrait être faite.

B) PRIVATION D'EAU

Laissant de côté les problèmes que soulèvert l'alimentation en eau et l'ascension de la sève dans les tiges volubiles, nous insisterons seulement sur le fait que *les ralentissements et les accélérations obtenus artificiellement par la privation ou l'apport d'eau ne traduisent que des variations très grandes de la vitesse angulaire et non des changements dans l'amplitude du mouvement*, ceci du moins pour les espèces autotrophes que nous avons étudiées, les *Ipomaea coccinea* et *purpurea*, et pour le *Polygonum baldschuanicum* observé par A. et J. TRONCHET.

C) ACTION DE L'ETHER

Il ne nous a pas été possible de vérifier si l'éther était effectivement monté dans la tige volubile étudiée mais ceci nous paraît très vraisemblable (dans le cas contraire, l'effet observé pourrait être simplement dû à la privation d'eau). Nos expériences ne font ressortir *aucune excitation du mouvement sous l'influence de l'éther, mais seulement une anesthésie quand la partie inférieure sectionnée de la tige plonge dans de l'éther pur.*

CHAPITRE IX

EFFETS DES INCISIONS ET DE LA DECAPITATION SUR LES TIGES VOLUBILES

I. — INTRODUCTION

Ce chapitre se rapporte à trois séries d'expériences analogues par les techniques mises en œuvre et destinées, au moins en partie, à préciser la localisation des phénomènes responsables du mouvement révolutif.

II. — REMARQUES SUR LA TENSION DES TISSUS DANS CERTAINES TIGES VOLUBILES

A) HISTORIQUE

De nombreux auteurs ont montré que, lorsqu'on fend longitudinalement l'extrémité d'une jeune tige, les deux demi-cylindres obtenus se courbent et s'écartent l'un de l'autre : on admet que cette expérience classique met en évidence une tension entre les tissus, due à une longueur des tissus superficiels moindre que celle des tissus profonds. Cette tension est généralement beaucoup plus faible dans les tiges âgées.

KRAUS (1867) qui rappelle les travaux de HOFMEISTER (1859, voir aussi 1862) sur ce sujet, cherche à ramener les mouvements diurnes des feuilles à des variations journalières de la tension et c'est également aux manifestations externes de variations périodiques de la tension qu'on a pu essayer de ramener la circumnutation (KOLKWITZ 1922 b; voir aussi MICHAELIS 1936). Ces hypothèses concernent à la fois le mécanisme des mouvements et la localisation histologique de leur siège et sont à rapprocher de celles déjà bien anciennes de DUTROCHET et de RATCHINSKY 1857, sur la prépondérance du rôle de la moelle ou de l'écorce dans les phénomènes de courbure; elles sont surtout à rapprocher des travaux de BORZI, de MICHAELIS 1936 (ou relatées par lui) sur les vrilles ou de ceux de SALAGEANU sur les tiges volubiles (voir chapitre 10, § 2) comparant l'élasticité et la plasticité des diverses faces d'un organe en mouvement.

B) EXPERIMENTATION

Si nous fendons ainsi une tige volubile âgée, enroulée autour d'un support, de *Convolvulus sepium*, nous n'observons pas de variation de courbure immédiate;

l'absence d'une tension montre que les tissus superficiels et profonds ont sans doute atteint un état d'équilibre et une longueur égale. Mais si nous opérons dans la partie courbée, motrice, de la tige volubile, nous mettrons en évidence des tensions appréciables. Une section passant par la génératrice la plus longue et par la plus courte (c'est-à-dire passant par le plan de symétrie *actuel* de la tige) entraîne une divergence symétrique des deux moitiés de la tige. Une section perpendiculaire à la précédente, isolant la moitié concave et la moitié convexe de la tige provoque une augmentation de la concavité de l'une tandis que l'autre se redresse et devient presque *rectiligne*. Les deux sections précédentes pratiquées sur une même tige feront diverger chacun des quarts de tige à peu près également par rapport à leur position initiale.

L'incision longitudinale de la tige en deux moitiés, concave et convexe, nous a donné les résultats suivants : *Periploca graeca* : différence de longueur entre les épidermes supérieur et inférieur dans la position naturelle, voisine de 0,9 %; après incision, la moitié supérieure devient à peu près rectiligne, l'inférieure se recourbe vivement.

Polygonum baldschuanicum : différence de longueur initiale entre les deux épidermes voisine de 5 %; après incision, les deux moitiés se recourbent en sens opposés, la supérieure beaucoup moins que l'inférieure.

Thunbergia coccinea : différence de longueur initiale voisine de 1 %; l'incision donne le même résultat que pour le *Polygonum baldschuanicum*.

C) DISCUSSION DES RESULTATS

Ces faits semblent en accord avec ce qui se produit habituellement dans les organes en voie de croissance et tendent à montrer que la courbure naturelle de la tige est la résultante des tensions des tissus de chaque secteur. Ils méritent cependant d'être examinés de près dans ce cas particulier de tiges volubiles dont la courbure naturelle varie constamment. En effet, en une révolution, tous les tissus s'allongent sans doute également et quand une portion âgée de tige cesse de circumnuter, elle est à peu près rectiligne (à moins qu'elle se soit enroulée sur un tuteur ou que son poids l'entraîne à s'incliner). Si, dans la tige jeune, il n'y avait pas de tension entre les tissus externes et internes, la courbure naturelle serait la simple résultante de l'inégalité de longueur des faces convexe, concave et latérales; l'incision longitudinale serait suivie d'un redressement partiel des deux moitiés de la tige; en fait, le redressement approximatif de la moitié convexe semble indiquer dans cette zone l'absence relative de tension entre les tissus de la région périphérique et ceux de la région médullaire; l'incurvation plus grande de la face concave paraît au contraire manifester une tension très forte.

III. — EFFET DE LA DECAPITATION SUR LE MOUVEMENT REVOLUTIF

A) HISTORIQUE ET POSITION DU PROBLEME

Nous avons montré (chapitre 6, § III H) comment la forme de certaines tiges volubiles nous avait permis de supposer (1952) que le centre moteur du mouvement était situé dans la région apicale mais nous avons dit que cette hypothèse était infirmée par les expériences de décapitation.

GRADMANN a observé que les vrilles décapitées sont animées de mouvements d'une grande régularité; récemment ARNAL (1953) a prouvé que chez les coléoptiles de *Triticum* la décapitation arrête la nutation en même temps qu'elle ralentit la croissance mais que la reprise spontanée de la croissance s'accompagne d'une reprise de la nutation; chez les tiges volubiles, diverses expériences (voir chap. 10) ont montré que les substances de croissance sont abondantes dans la région apicale; il en est de même selon OOSTERHUIS (1931) (cité par KONING) chez les *Asparagus;* cependant KONING relate que RAWITSCHER (1924) a obtenu des enroulements normaux avec des *Phaseolus* décapités et KONING montre que chez l'*Ipomaea purpurea* la croissance n'est pas longtemps modifiée par la décapitation ou la privation des feuilles et bourgeons axillaires.

B) EXPERIMENTATION

Dans nos propres expériences, nous avons simplement comparé les mouvements révolutifs de tiges entières et de tiges décapitées ou privées de toutes leurs feuilles et bourgeons. Nos résultats ne sont pas tous identiques. Une tige d'*Ipomaea hederacea* décapitée a perdu sa courbure avant d'avoir effectué une révolution; quelques heures plus tard, il ne se manifestait plus qu'un mouvement très lent. L'expérience refaite avec des tiges de *Polygonum baldschuanicum* a laissé le moignon circumnuter pendant plus de deux révolutions sans modification de la période. Mais la décapitation n'a pas pour seul effet d'arrêter le transport basipète d'éventuelles substances provenant de l'apex : elle perturbe également le moignon, par exemple en lui faisant perdre de la sève; il est donc raisonnable, en présence de résultats contradictoires de s'attacher surtout à ceux, les plus nombreux d'ailleurs, qui nous ont montré que l'ablation du bourgeon terminal, des feuilles et des bourgeons latéraux n'empêche pas le mouvement de se manifester pendant plusieurs révolutions sans changement sensible de la période.

Nous avons observé que la décapitation se traduit par un relèvement immédiat du moignon (suppression du poids de l'apex) et que l'amplitude est, par le fait même, plus réduite encore que ne l'exige le seul raccourcissement de la région mobile; par suite, évidemment, la vitesse linéaire de l'apex avant la décapitation n'est pas comparable à celle du sommet de la tige décapitée mais seule est comparable la vitesse angulaire.

IV. — INFLUENCE DE DIVERSES INCISIONS SUPERFICIELLES SUR LE MOUVEMENT REVOLUTIF

A) INTRODUCTION

De même que les expériences de décapitation ont permis de faire progresser la connaissance du mécanisme de certains tropismes, de la même façon nous pouvions espérer contribuer à localiser les phénomènes responsables de la circumnutation en observant des tiges volubiles traumatisées de diverses façons.

B) EXPERIMENTATION

Ipomaea coccinea : des incisions longitudinales radiales mais superficielles d'un cm de longueur dans les tissus périphériques de la *région apicale* n'ont pas été suivies de modifications du mouvement (si ce n'est, après 24 h, l'apparition d' « enroulements libres »).

Ipomaea hederifolia : rameau de 58 cm de longueur, immobilisé à 20 cm de l'apex, tige torsadée de 2 à 3 mm d'épaisseur; une incision longitudinale radiale et superficielle de 4 cm de longueur de la *face concave* dans la *zone la plus courbée* de la partie mobile, a été suivie d'un abaissement de l'apex qui s'est ensuite relevé; la zone incisée est restée concave.

Ipomaea hederifolia : rameau torsadé de 30 cm immobilisé à 10 cm de l'apex; l'ablation partielle des tissus périphériques à 17 cm de l'apex, dans la *région immobile*, sur 1 cm environ de longueur, n'a pas entraîné de ralentissement, mais la tige était, le lendemain, en position d'enroulement libre par allongement de la génératrice prolongeant l'entaille.

Polygonum baldschuanicum : rameau de 57 cm de longueur, fixé à 26 cm de son apex, période voisine de 3 heures; une incision de 18 mm sur la *face latérale* qui allait devenir *concave* a été suivie d'un arrêt de la circumnutation; la croissance continuait encore et s'est traduite par un mouvement très lent de l'apex par allongement de la génératrice qui, dans la partie mobile, était déjà la plus longue au moment de l'incision.

Polygonum baldschuanicum : rameau de 53 cm immobilisé à 23 cm de l'apex; incisé comme le précédent mais sur la *face latérale* qui allait devenir *convexe*, il a également arrêté sou mouvement révolutif mais non sa croissance; son apex continuait donc encore à se déplacer par accentuation de la courbure.

V. — CONCLUSIONS

A) TENSION DES TISSUS

Dans la mesure où on peut admettre que la tension des tissus ne dépendrait que des différences d'allongements, on peut présumer que la face convexe de la

tige volubile est caractérisée par une longueur maximale des tissus périphériques, égale à celle des tissus profonds, tandis que la face concave reflèterait surtout l'allongement des tissus profonds. Ainsi au cours d'une révolution, pendant qu'une génératrice concave devient convexe puis de nouveau concave, on pourrait schématiser de la manière suivante les caractères de la croissance :

— face concave : tissus profonds plus longs que les superficiels
— face intermédiaire : allongement en profondeur moins grand qu'en surface
— face convexe : tissus profonds aussi longs que les superficiels
— face intermédiaire : allongement en profondeur plus grand qu'en surface

Cette esquisse des différences relatives d'accroissement longitudinal entre les tissus superficiels et profonds de la tige volubile est évidemment très schématique et en partie conjecturale notamment parce qu'elle fait abstraction de l'intervention éventuelle d'inégalités de turgescence. Telle quelle cependant, elle nous paraît correspondre à une déduction valable des faits observés après incision longitudinale de la partie nutante.

Il nous semble légitime d'en conclure que *la circumnutation ne doit pas être le simple reflet du déplacement de la zone d'élongation maximale autour de la tige mais aussi la résultante d'un balancement entre l'élongation périphérique et l'élongation profonde.*

B) DECAPITATION

Nos expériences précisent seulement en partie celles des autres auteurs; il semble en résulter que *la région active des tiges volubiles trouve son élément moteur en elle-même et non pas dans la région apicale méristématique;* il n'est évidemment pas exclu qu'au voisinage de la section se régénère un centre formateur d'auxines qui conditionnerait la circumnutation; mais ce phénomène, observé par ARNAL chez des coléoptiles, ne se produit normalement qu'après un certain temps et nous n'avons pas observé d'arrêt du mouvement après la décapitation. Il semble donc permis d'admettre, du point de vue de la localisation de la région qui détermine le mouvement, deux types de circumnutation :

1) centre moteur distinct de la région mobile : coléoptiles
2) centre moteur dans la région mobile elle-même : tiges volubiles et vrilles.

C) INCISIONS SUPERFICIELLES

Les expériences que nous venons de relater, confirmées par d'autres encore, demandent des vérifications et des précisions (par exemple s'assurer de la profondeur des incisions et de la nature des tissus traumatisés, mesurer les variations de la croissance elle-même). Elles semblent pourtant montrer que *la lésion des tissus périphériques de la région active de la tige inhibe, au moins localement, la circumnutation, le déplacement latéral du maximum d'élongation, mais non pas la nutation elle-même (la courbure) ni la croissance* : il reste toujours une face concave et une face convexe mais la courbure, au lieu de se déplacer en restant à peu près constante, intéresse toujours les mêmes tissus et s'accentue continuellement. Le *fait que la circumnutation n'ait lieu que si les tissus périphériques sont intacts laisse penser qu'ils doivent avoir un rôle actif dans le phénomène polarisé latéralement du déplacement continu de la courbure dans la tige volubile normale.*

CHAPITRE X

LA CIRCUMNUTATION, LES AUXINES LES AUXINES-OXYDASES ET LES INHIBITEURS D'ENZYMES

I. — INTRODUCTION

La période du mouvement révolutif, nous l'avons montré (chapitre 5), est soumise à un coefficient thermique élevé qui parle en faveur d'un déterminisme essentiellement chimique. Le mouvement est indissociablement lié à l'élongation; ARNAL (1956 a et b) vient d'apporter un argument de plus en faveur de cette relation : la température a le même effet sur la vitesse de translocation des auxines que sur celle de la circumnutation. Des mesures précises de la vitesse de croissance ont été faites (en négligeant les différences d'élongation entre les diverses faces) sur des tiges volubiles par BREMEKAMP (1912) puis par RAWITSCHER. Ce dernier (1929 et 1932 b) confirme les résultats du premier, chez le *Pharbitis hispida :* il y a deux maximums de croissance, l'un à 2 cm de l'apex, et un 2e, moins accentué, 8 cm plus bas, au niveau de la zone de courbure maximale (1). Rappelons en outre que RAWITSCHER a comparé la répartition longitudinale de la croissance dans des tiges en circumnutation libre et dans d'autres en voie d'enroulement autour d'un support. BORGSTRÖM (1940) suggérait déjà que la circumnutation doit être considérée comme exprimant un taux inégal d'auxines dans les régions en voie de croissance. Comme l'écrivait PILET en 1953 : « les auxines doivent certainement participer » aux processus si particuliers de la croissance des tiges volubiles « mais comment? Cette question n'est pas résolue ». Les expériences que nous rapportons ici sont une tentative pour aborder l'étude chimique de la circumnutation. Après avoir rappelé les données acquises par d'autres auteurs sur la répartition des auxines dans les tiges volubiles, nous exposerons le résultat de dosages d'auxines-oxydases et nous décrirons d'autre part quelques essais au cours desquels une modification du mouvement semble avoir été provoquée par des solutions de deux poisons de diastases. Les considérations et les résultats qui suivent pourront être rapprochés des données rassemblées récemment par THIMANN et CHOUARD (1956) sur les auxines.

(1) C. CAPPELLETI (1943) a observé un raccourcissement, très faible, des tiges volubiles de *Wistaria chinensis, Tecoma grandiflora* et *Periploca graeca.*

II. — LA TENEUR EN AUXINES DES PLANTES CIRCUMNUTANTES : HISTORIQUE

Dès 1928, H. GRADMANN signalait la présence d'une substance active sur la croissance des coléoptiles d'*Avena* dans les pousses du *Convolvulus sepium* (surtout dans leur partie apicale).

Ces études ont été reprises par SALAGEANU 1945, 1946 et 1948 qui a donné des relevés numériques de l'allongement et cherché parallèlement à déterminer le taux d'auxines libres actives des diverses régions de la tige affectées par la croissance et la circumnutation. D'après les nombres indiqués par cet auteur et ses dessins des courbures obtenues sur coléoptiles d'*Avena*, nous avons pu établir les diagrammes (fig. 51 et 52) concernant des tiges volubiles du *Pharbitis hispida* et du *Convolvulus arvensis*. Ces diagrammes montrent que dans le cas du *P. hispida* la zone d'élongation s'étend sur une quinzaine de cm avec un maximum de croissance entre 1 et 2 cm de l'apex; chez le *C. arvensis* la zone d'élongation se limite à 8 cm et le maximum de vitesse de croissance se situe au voisinage de l'apex dans les 10 premiers mm. Or la répartition des substances de

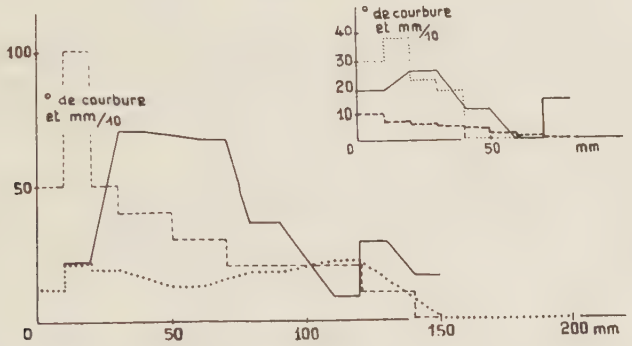


FIG. 51 (en bas à gauche) : *Pharbitis hispida*. En ordonnées les variations du taux de croissance (pointillés) et de la teneur en auxines libres actives (tirets) pour une tige donnée en fonction de la distance à l'apex (abscisses). Ligne continue : variations de la teneur en auxines chez une autre tige.

FIG. 52 (en haut et à droite) : *Convolvulus arvensis*. En ordonnées, les variations du taux de croissance (tirets) et la teneur en auxines libres (pointillés) pour une tige donnée. Ligne continue comme dans la figure 51.
(d'après les données de SALAGEANU).

croissance actives libres selon les données de SALAGEANU n'est pas parallèle à la répartition du taux de croissance : l'auxine se manifeste sensiblement dans toute la zone en voie de croissance mais elle présente un maximum de concentration dans une région plus éloignée de l'apex que le maximum de croissance. SALAGEANU conclut par un rapprochement avec le fait (KONING 1933) que la décapitation n'entraîne pas d'arrêt de croissance. En outre, SALAGEANU a déterminé le taux d'auxines libres actives des diverses faces de la tige circumnutante; nous reviendrons sur ses résultats qui permettent d'envisager une sorte de *gradient circulaire* de la répartition des auxines. Nous relatons dans le chapitre 12 les études d'ARNAL sur cette question.

III. — L'ACTIVITE DES AUXINES-OXYDASES

Nous n'avons pas étudié directement les variations du taux d'auxine dans les diverses régions de la tige; mais nous avons cherché à faire des dosages d'auxines-oxydases, en utilisant la technique mise au point par P.E. PILET.

A) TECHNIQUE DE DOSAGE

Un extrait de plante en voie de croissance contient généralement, à l'état frais, une certaine quantité d'acide-β-indolyl-acétique (ABIA) mais cette quantité diminue rapidement; si on ajoute alors à l'extrait une solution titrée d'ABIA de manière à obtenir un liquide d'une concentration donnée en auxines, cette concentration diminue à son tour, même à l'obscurité : la destruction de l'ABIA est liée à l'activité d'enzymes particuliers, les auxines-oxydases. P.E. PILET a pu montrer, dans certains cas, que la teneur en ABIA d'un tissu vivant est d'autant plus grande que l'activité des auxines-oxydases est plus faible, et inversement. On voit par là que l'étude des auxines-oxydases et de leur répartition dans la plante peut contribuer à l'interprétation de la répartition des substances de croissance elles-mêmes. En fait, les dosages dont nous allons parler, comme ceux effectués précédemment par PILET ou par d'autres auteurs (ABERG, BAKER, BONNER, BRIGGS, GALSTON, GORTNER, JONSSON, KENT, SIEGEL, STOWE, WAYGOOD... cités par PILET 1957 c) concernent surtout la comparaison entre des tissus d'âge différent : l'augmentation de la teneur en auxines-oxydases est pour PILET un des principaux aspects du vieillissement physiologique dont nous avons eu l'occasion de préciser la notion (BAILLAUD et COURTOT 1955 a).

Les différences de croissance liées à des réactions tropistiques n'ont pas été étudiées par cette méthode. Nous nous sommes attaché à doser les auxines-oxydases dans diverses régions de la partie nutante des tiges volubiles en voie de circumnutation. L'intérêt de cette détermination réside en particulier dans la possibilité qu'elle donne d'apprécier l'intensité relative d'action d'un facteur biochimique qui tend à exclure la présence des auxines.

Rappelons brièvement la méthode de dosage utilisée par PILET (1957 c notamment). Le matériel nécessaire consiste en un congélateur (—28°C), une centrifugeuse, une balance électrique de précision permettant des pesées très rapides, un électro-photocolorimètre, un compteur de temps, des mortiers, de la verrerie fine (tubes, ballons, pipettes, etc...) et trois solutions qui sont :

a) une solution tampon de pH égal à 7,0 (16,47 ml d'une solution contenant 110 ml d'eau bidistillée pour 7,88 g. de Na_2HPO_4, 12 H_2O + 3,53 ml d'une solution contenant 100 ml d'eau pour 2,1 g d'acide citrique $C_6\ H_8\ O_7$, H_2O).

b) une solution tampon de pH égal à 6,1 (40 ml d'une solution M/10 de KH_2PO_4 + 10 ml d'une solution M/10 de Na_2HPO_4).

c) le réactif de Salkowski modifié par TANG et BONNER (1947) puis par PILET (15 mg de $FeCl_2$ puriss. de PM égal à 162,211 en solution dans l'eau distillée (concentration finale : M/2) + 300 ml d'eau bidistillée et déionisée + 300 ml d'acide sulfurique concentré (96,1 %) + 200 ml d'eau bidistillée).

Le réactif de Salkowski prend en présence de l'ABIA une teinte rouge vif qui se prête à un dosage colorimétrique. On étalonne l'électro-photocolorimètre avec des solutions d'ABIA de concentrations variées (l'étalonnage doit se refaire fréquemment, en particulier après chaque nouvelle préparation du réactif).

A titre d'exemple, l'étalonnage que nous avons effectué se traduit par les courbes de la figure 53 : pour des concentrations de 10, 5, 3,3... γ/ml (= 10, 5, 3,3... × 10-6 g/ml) d'ABIA, 2 ml de solution d'ABIA mêlés à 8 ml de réactif de

Salkowski donnent une coloration dont l'indice augmente d'abord très rapidement, puis atteint un maximum et décroît ensuite plus ou moins lentement. La fig. 54 montre qu'après 20 minutes de réaction l'indice du photocolorimètre est à peu près proportionnel à la concentration de la solution d'ABIA.

FIG. 53 : Variations de l'indice colorimétrique relatif à la réaction du liquide de Salkowski et de solutions d'ABIA. En abscisses, le temps de la réaction en secondes; en ordonnées, l'indice colorimétrique. Les courbes se rapportent, de haut en bas, à des solutions d'ABIA aux concentrations de 10, 7,5, 5,0, 3,3, 2,5 et 1 microgramme (= γ) ml.

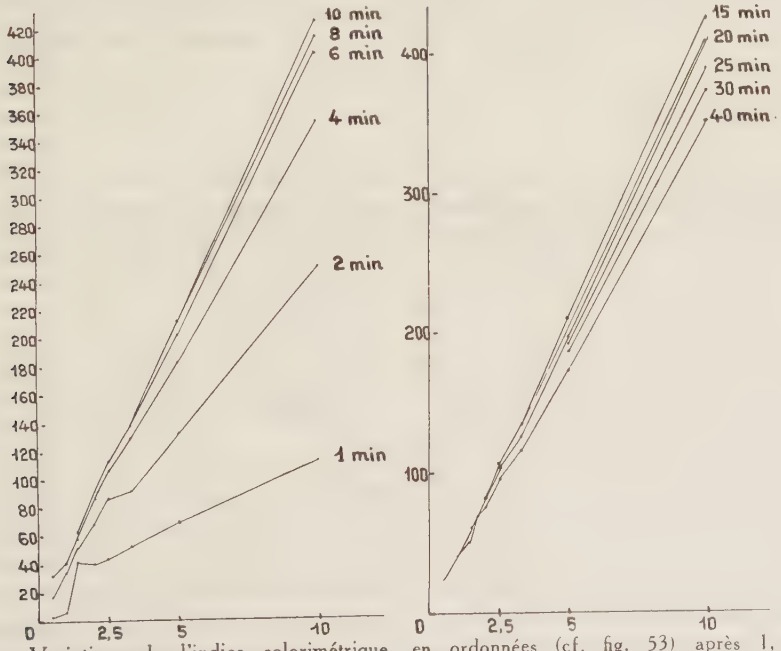


FIG. 54 : Variations de l'indice colorimétrique, en ordonnées (cf. fig. 53) après 1, 2, 4, 6, ..40 minutes de réaction entre le liquide de Salkowski et les solutions d'ABIA, en fonction de la concentration de la solution d'ABIA (en abscisses, microgrammes par ml).

On découpe la plante en fragments sur une plaque de verre recouverte d'une solution tampon (pH = 7). On pèse soigneusement mais rapidement chaque lot préalablement essuyé puis on broie tous les fragments avec de la silice froide (— 23°) dans des mortiers également réfrigérés, en présence de quelques gouttes (pas plus de 6^{ml}) de solution tampon (pH = 6,1). Si on travaille simultanément sur plusieurs lots de fragments, on doit les broyer au fur et à mesure de leur préparation, pour leur éviter le contact prolongé de l'air. Lorsque l'opération est terminée, on place les divers broyats dans des tubes de 10 ml qu'on centrifuge (4.500 tours/minute pendant 10 minutes). On recueille alors le liquide dans des flacons jaugés et on complète à 10 ml par la solution tampon de pH = 6,1. Les liquides ainsi préparés peuvent être conservés quelque temps à l'obscurité et à 1°C : ce sont eux qui vont servir à l'évaluation de l'activité des systèmes auxines-oxydasiques. On prélève alors 2 ml du liquide obtenu et on les met dans un flacon jaugé de 10 ml, avec 2 ml de solution tampon (pH = 6,1), 4 ml d'eau distillée, et, au temps 0, 2 ml d'une solution d'ABIA concentrée à 1.10^{-5} M contenant donc 0,35 mg d'ABIA (solution préalablement conservée, bien entendu, à l'obscurité et à + 2°C) ; on laisse agir à l'obscurité (pour que la destruction éventuelle de l'ABIA ne soit pas due à une photolyse mais bien seulement aux oxydases) à une température voisine de 20°C. Puis, après des temps variés (généralement 20, 30, 120 mais surtout 60 minutes) on prélève 2 ml du mélange (quantité qui contenait initialement 0,07 mg d'ABIA) et on y dose l'ABIA restant en opérant comme pour l'étalonnage : 2 ml de mélange pour 8 ml de réactif et établissement de la courbe des variations de la couleur en fonction du temps, le temps 20 minutes étant le plus important; il faut noter que le réactif bloque l'activité des enzymes eux-mêmes. Par différence, on calcule l'ABIA détruit, qui représente l'activité des auxines-oxydases. On exprimera, selon l'habitude adoptée par PILET, l'activité des auxines-oxydases en donnant la quantité d'ABIA détruit après 60 minutes d'incubation, quantité rapportée à l'unité de poids frais ou de protéines N. Les mesures faites après d'autres durées d'incubation (20, 30 et 120 minutes) peuvent également aider à mieux connaître l'activité des enzymes étudiés et notamment leur temps d'action. Dans cette détermination colorimétrique, on regarde comme négligeable par rapport à la dose d'ABIA ajoutée, la très faible quantité d'auxines naturelles pouvant exister initialement dans les fragments de tige et qui a d'ailleurs dû être détruite par voie enzymatique avant le temps 0 du dosage.

B) RESULTATS

Nous ne parlerons que pour mémoire de nos dosages comparatifs de l'activité des auxines-oxydases entre les différentes faces de la partie active des tiges volubiles; avec de jeunes tiges d'*Ipomaea* sp. et de *Lonicera japonica*, nous avons

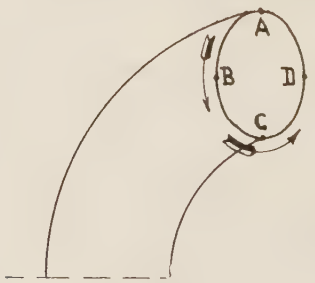


FIG. 55

divisé longitudinalement en 4 secteurs la partie active de la tige volubile; soit A la face convexe (fig. 55), C la face concave, B la face latérale qui va devenir convexe et D celle qui va devenir concave. Nous résumerons ainsi nos résultats :

Lonicera japonica, léger maximum d'activité en B (minimum en D) ; autres dosages, les tiges étant simplement coupées en deux moitiés : léger maximum sur la moitié convexe (A).

Ipomaea sp., léger maximum en C et minimum en B ; autres dosages : résultat inverse.

Nos résultats contradictoires sont sans doute imputables à des défectuosités techniques (difficulté de sectionner une tige grêle en quatre quartiers longitudinaux, endommagements possibles des tissus au cours de l'opération, dosages portant sur moins d'1 cg de poids frais de tissus etc...)

Aussi insisterons-nous davantage sur des dosages de l'activité des auxines-oxydases dans des segments prélevés à des distances variées de l'apex (cf. PILET et BAILLAUD 1957). Les plantes étudiées sont de jeunes pieds de *Phaseolus multiflorus* âgés de 28 à 32 jours, hauts de 30 à 38 cm, cultivés depuis une huitaine de jours à une température voisine de 27°C, sous un régime moyen de 14 h d'obscurité pour 10 h de lumière. Nos plantes sont parvenues à un stade de leur développement où les mouvements révolutifs, qui avaient été d'abord lents et qui s'étaient accélérés, se sont stabilisés, aux points de vue à la fois de leur période et de leur amplitude ; les mouvements sont alors localisés dans la partie de l'axe située au-dessus de la première paire de feuilles épicotylées et concernent les 8 à 12 cm supérieurs de la tige. Dans le tableau ci-dessous, sont consignés les résultats des dosages, représentés graphiquement par la fig. 56.

ACTIVITE DES AUXINES-OXYDASES :
microgrammes d'ABIA détruits en 60 minutes pour 200 mg de poids frais

	Fragments prélevés du sommet (0) à 2,0 cm Poids frais moyen compris entre 310 + 92 et 310 — 92 mg									
fragment	0,0-0,02	0,2-0,4	0,4-0,6	0,6-0,8	0,8-1,0	1,0-1,2	1,2-1,4	1,4-1,6	1,6-1,8	1,8-2,0
activité	9,7	3,5	4,1	4,8	3,7	5,3	7,2	4,8	7,0	6,4
	Fragments de 2 cm à 12 cm Poids frais moyen compris entre 425 + 70 et 425 — 70 mg									
fragment	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12
activité	13,6	12,5	10,1	11,7	15,2	12,3	17,1	15,2	23,2	30,9
	Fragments de 12 cm à 30 cm Poids frais moyen compris entre 372 + 120 et 372 — 120 mg									
fragment	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24	24-26	26-28	28-30	
activité	31,2	27,8	31,0	34,3	30,2	30,7	37,2	29,4	35,8	

Malgré le léger maximum apical d'activité suivi d'un minimum dans le premier cm de la tige et les autres oscillations que montre le graphique, les données correspondent sensiblement à une augmentation constante de l'activité des auxines-oxydases du sommet à la base de la tige. Cette augmentation n'est pas régulière : elle comporte quelques variations de faible amplitude, mais surtout une grande différence entre les 10 premiers cm, à activité enzymatique faible, le 11^{e} cm qui marque approximativement la limite inférieure de la partie nutante et où la dénivellation de la courbe apparaît comme la plus marquée, enfin toute la région

basilaire sensiblement immobile, où les enzymes sont particulièrement actifs mais où la courbe revêt presque l'aspect d'un plateau. Ce *gradient longitudinal*, pour reprendre un terme si souvent employé depuis les travaux de PRAT, est comparable à celui par lequel PILET (1957 a) et PILET et GALSTON (1955) caractérisent le vieillissement des racines du *Lens* et GALSTON et DALBERG (1954) celui des épicotyles étiolés du *Pisum*.

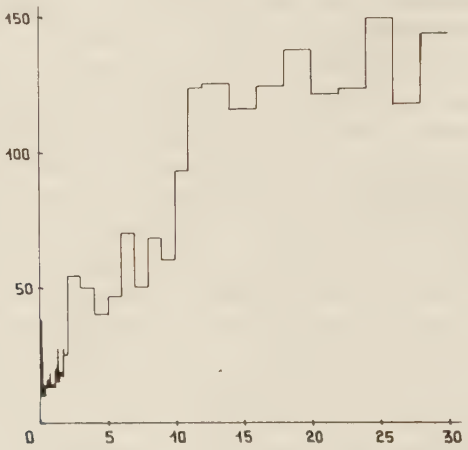


FIG. 56 : Tige de *Phaseolus multiflorus*. En ordonnées, les variations de l'activité auxines-oxydasiques (microgrammes d'ABIA détruits en 60 minutes par 200 mg de poids frais), le long de la tige, en fonction de la distance à l'apex (abscisses, en cm).

IV. — ACTION DE L'ACIDE IODO-ACETIQUE

A) BUT DE L'INVESTIGATION

On sait (EBERHARDT 1952) que les acides halogène-acétiques (sauf l'acide fluoracétique) réagissent sur les groupes sulfhydryles selon la formule :

$$R — SH + X\,CH_2COOH \longrightarrow R — SCH_2COOH + H\,X$$

Cette réaction inhibe diverses diastases importantes munies d'une fonction thiol : le coenzyme A et quelques déshydrogénases comme la malico-déshydrogénase et surtout la triosephosphate-déshydrogénase qui régit la transformation de l'aldéhyde 3-phosphoglycérique en acide 3-phosphoglycérique. Divers auteurs ont étudié le comportement des plantes en présence de ce poison (CHOUARD et POIGNANT 1951, etc...) et nous verrons d'autre part que d'après P.E. PILET, il existe un antagonisme entre les corps à fonction thiol sensibles à cet inhibiteur et les auxines-oxydases. Rappelons à ce propos le travail de G. BRUNEL-CAPELLE sur les composés thiols. POLONOVSKI et coll. (1952) rassemblent de précieuses données sur l'aspect chimique de ces problèmes.

BONNER et THIMANN (1950) ont empêché la croissance de racines et de coléoptiles par l'acide iodo-acétique, nous pouvions donc nous attendre à observer un arrêt complet des mouvements de croissance des tiges volubiles sous l'action de cet acide, en concentration suffisante. Mais il nous intéressait aussi de connaître l'effet de cet inhibiteur à des concentrations moindres : si on pouvait observer

un ralentissement du mouvement, celui-ci se produirait-il par diminution de l'amplitude ou de la vitesse angulaire, autrement dit par diminution de la zone active de la tige, de la différence d'élongation entre les faces convexe et concave ou de la vitesse angulaire du déplacement de la zone d'élongation maximale autour de la tige? Ces expériences ont été en partie résumées dans une note antérieure (BAILLAUD 1956).

B) METHODE

Nous avons expérimenté sur des tiges volubiles du *Polygonum baldschuanicum* Regel de la manière suivante. Des tiges volubiles vigoureuses et aussi semblables que possible étaient sectionnées à une cinquantaine de cm de leur sommet. Leur extrémité inférieure était d'abord placée dans l'eau ordinaire. Dans une enceinte close, à une température de 26°C, nous observions alors leur mouvement révolutif normal dont nous déterminions la période et l'amplitude de la trajectoire. Comme pour l'étude de l'action des facteurs physiques, il nous a paru en effet nécessaire ici également de connaître le comportement normal de chaque individu, afin de pouvoir analyser les résultats des expériences en tenant compte de ce facteur individuel. Puis, à l'eau, nous substituions une solution d'acide iodo-acétique de concentration connue, tout en continuant l'observation du mouvement (toujours à 26°). Compte tenu de la masse moléculaire égale à 186 de l'acide iodo-acétique, nous en avons utilisé des solutions aqueuses aux concentrations de 1/30, 1/100, 1/300, 1/1.000, 1/3.000 et 1/10.000 molécule-gramme par litre.

C) RESULTATS

Avec les concentrations M/1.000, M/3.000 et M/10.000, nous n'avons pas remarqué de modification nette du mouvement.

En revanche une tige (fig. 57) animée d'un mouvement de période égale à 100 minutes, traitée par une solution M/30 a subi 2 h 45 plus tard un ralentissement de plus en plus marqué, un déplacement angulaire de 90° environ s'effectuant en 1 h. Après 5 h 15 minutes, le sommet s'est immobilisé sans s'être sensiblement éloigné de sa trajectoire normale. 12 h plus tard, la tige pend, immobile, et les feuilles sont déjà flétries. Après un nouveau délai de 24 h, les 20 cm supérieurs de la tige et les feuilles portées par cette région apicale semblent encore saines. Les feuilles de la base au contraire présentent des signes particuliers de nécrose : elles sont molles et jaunâtres dans la partie centrale du limbe, tandis qu'elles sont sèches et vert foncé à leur périphérie.

Une tige de période égale à 90 minutes (fig. 58), traitée par une solution centinormale d'acide iodo-acétique, est déjà nettement ralentie 2 h 45 après l'immersion de la base de la tige dans la solution (une révolution complète exige alors 150 minutes). Un arrêt s'est produit après 6 h 50, la trajectoire ayant progressivement diminué d'amplitude et la longueur de la zone motrice ayant, semble-t-il, diminué. Le lendemain nous avons constaté chez cette plante les mêmes caractères de nécrose que dans le cas précédent et il en est de même pour la suivante.

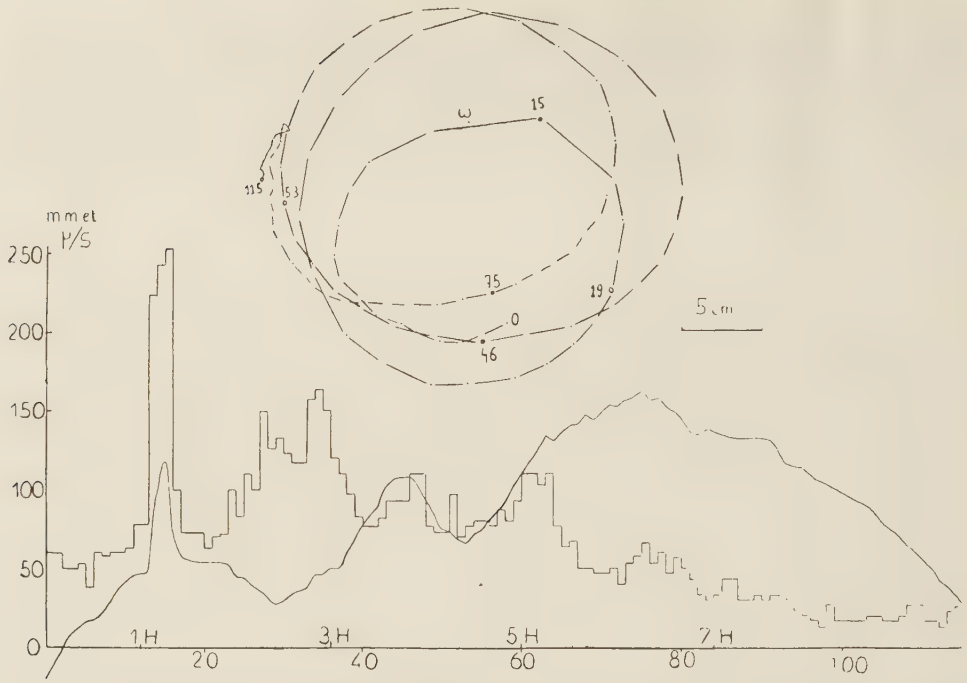


Fig. 57 : *Polygonum baldschuanicum*. Circumnutation d'une tige volubile sectionnée et plongée par sa partie inférieure dans une solution M/30 d'acide iodo-acétique. En bas : variations de la vitesse et de la cote de hauteur.

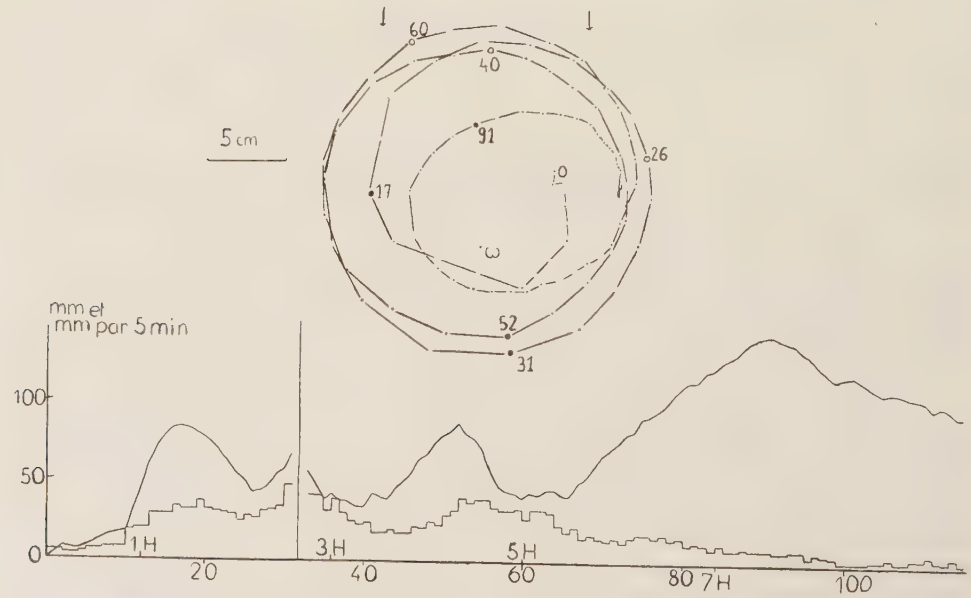


Fig. 58 : *Polygonum baldschuanicum*. Comme pour la figure 57 mais avec une solution M/100 d'acide.

Une tige de période égale à 65 minutes, dont la base sectionnée plongeait dans une solution M 300 d'acide iodo-acétique a manifesté un net ralentissement 3 h 15 minutes plus tard (un autre rameau : 3 h 20). Au cours des 7 h qui ont suivi la mise en place de la solution, nous n'avons pas observé d'arrêt du mouvement, mais l'amplitude, ici encore, diminuait nettement. La fig. 59 se rapporte à un autre exemple de cette expérience.

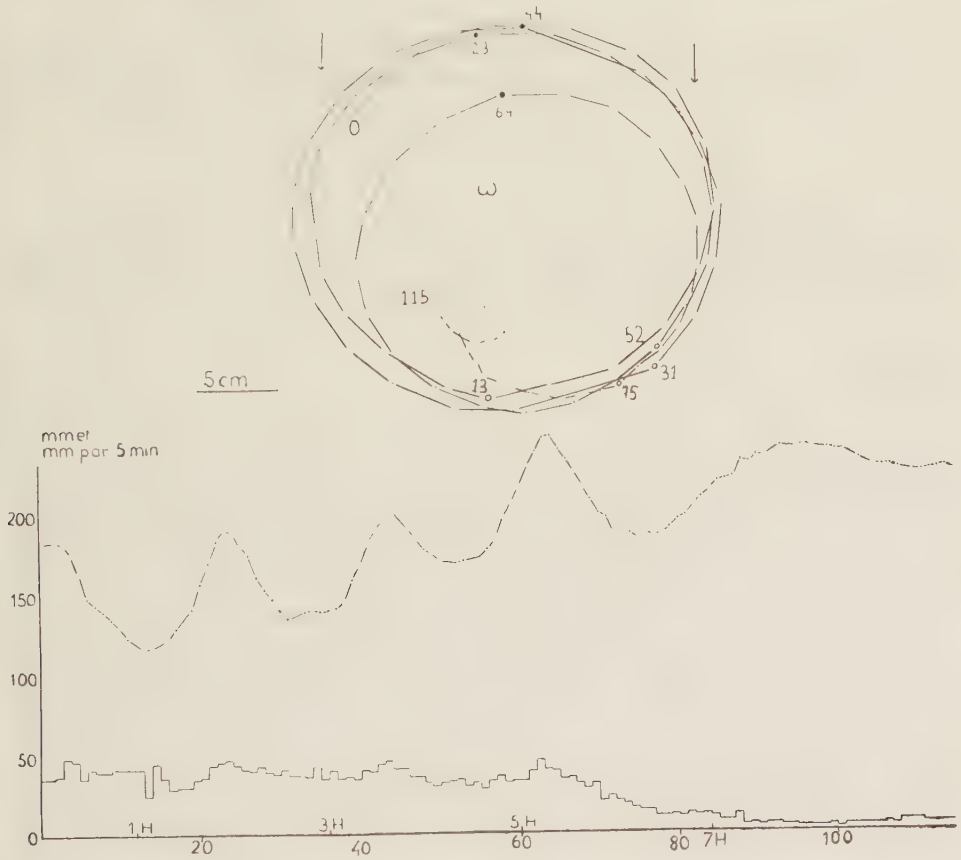


Fig. 59 : *Polygonum baldschuanicum*. Comme pour la figure précédente, avec une solution M/300 d'acide.

D) DISCUSSION

Dans nos conditions d'expérience, le traitement par l'acide iodo-acétique n'a été suivi d'une modification du mouvement révolutif qu'après quelques heures. Ce délai correspond sans doute, au moins en partie, au temps mis par la solution pour monter dans la tige et atteindre la zone d'élongation. L'effet est brutal avec la concentration M/30, il l'est moins pour les concentrations M/100 et surtout M/300; nous n'avons pu observer aucun effet décelable avec des solutions de concentration inférieure. Il semble que le poison entraîne un ralentissement du mouvement en diminuant la vitesse angulaire du déplacement de la zone d'élon-

gation maximale autour de l'axe de la tige et aussi en diminuant par le bas la longueur de la partie mobile. Ce dernier caractère résulte peut-être de la technique utilisée (ascension impliquant une diffusion ascendante de la solution à travers les tissus de la tige) de même que les particularités du flétrissement basifuge du rameau et de son feuillage.

V. — ACTION DU 2,4-DINITROPHENATE DE SODIUM

A) BUT ET METHODE DE L'EXPERIENCE

Le 2,4-dinitrophénol (ou son sel de sodium) est lui aussi un poison électif (EBERHARDT) qui inhibe notamment les synthèses consommant l'acide adénosine triphosphorique. Nous avons étudié son action sur la même espèce et avec la même méthode que pour l'acide iodo-acétique.

B) RESULTATS

Avec une solution M/200, une tige de période voisine de 170 min a ralenti son mouvement 2 heures plus tard et l'a arrêté après un nouvel intervalle de 2 h environ pendant lequel elle ne s'était pas déplacée plus qu'en 10 min de mouvement normal: la trajectoire n'était pas modifiée. Avec une solution M/50 cependant, le mouvement d'une autre tige (période normale : 2 h 10) s'est ralenti sans s'arrêter pendant plus de 5 h (une révolution en 2 h 40). Le lendemain, la première de ces tiges était entièrement fanée, la seconde ne l'était que dans les 30 cm inférieurs tandis que ses 25 cm supérieurs étaient encore turgescents et que le sommet, très courbé, manifestait encore des mouvements, mouvements liés à une augmentation de la courbure (c'est-à-dire de la différence d'élongation entre les faces opposées) et non à la circumnutation. Une tige (période : 1 h 40) traitée par une solution M/1.000 a brusquement ralenti son mouvement après 1 h 20 environ puis s'est arrêtée tandis qu'une autre soumise à la même concentration pendant 45 min continuait un mouvement révolutif d'amplitude décroissante après 24 h.

C) DISCUSSION

Nos essais d'application du 2,4-dinitrophénate de solium ont donc abouti à des résultats apparemment contradictoires qui peuvent tenir par exemple à des différences individuelles de sensibilité ou de possibilité réactionnelle des sujets, ou encore peut-être à des particularités inconnues de la diffusion de la substance active dans les tissus des tiges traitées. Remarquons cependant que même pour le 2,4-dinitrophénol, nous obtenons dans une certaine mesure un résultat positif, du fait que toutes les tiges traitées montrent tôt ou tard, quoique à un degré très variable, un ralentissement de l'activité révolutive.

VI. — CONCLUSIONS

A) AUXINES ET AUXINES-OXYDASES

Nous ne pouvons éviter pour résumer et interpréter nos propres résultats sur la répartition de l'activité des auxines-oxydases, de faire état simultanément des données apportées antérieurement par d'autres auteurs sur les variations de la teneur en auxines et de la croissance. Les données concernant cet aspect complexe du comportement des tiges volubiles peuvent alors être réparties en deux groupes :

1) Comparaison des diverses faces de la tige en mouvement

Les dosages de l'activité des auxines-oxydases sont trop insuffisants pour être retenus. Dans un chapitre ultérieur (12), nous confrontons les résultats concernant les gradients circulaires très différents de la croissance (maximum sur la face latérale qui va devenir convexe, minimum sur la face opposée) et de la teneur en auxines (maximum sur la face concave et décroissant dans l'ordre : face latérale qui vient d'être concave, face latérale qui vient d'être convexe, face convexe).

2) Comparaison des diverses régions de la tige, de l'apex a la base de la plante (gradients longitudinaux) ; on ne peut pas généraliser des résultats obtenus par des auteurs différents, sur des espèces différentes par ailleurs trop peu nombreuses. Cependant, sous réserve de vérification et *à titre purement indicatif*, nous croyons utile de résumer sous la forme actuelle ce que l'on sait de la question.

1. l'allongement de la tige s'effectue sur toute la région mobile, y compris l'extrémité apicale. Le maximum d'allongement paraît très proche de l'apex (particulièrement chez le *Convolvulus arvensis*). Rappelons cependant que Bremekamp et Rawitscher ont noté un second maximum moins marqué dans la région la plus courbée.

2. les substances de croissance sont à peu près absentes dans les régions âgées, mais elles sont présentes dans toute la portion nutante, avec un maximum situé à un ou plusieurs cm de l'apex et du maximum de croissance; ceci laisse supposer que ces substances se forment dans la zone d'élongation elle-même et non dans l'apex (à la différence des coléoptiles de *Triticum* selon les observations d'Arnal).

3. d'après les déterminations qui ont fait l'objet de ce chapitre, l'activité des auxines-oxydases présente des variations d'un autre type encore, avec une augmentation progressive, à partir de l'apex dans toute la région mobile, suivie d'une augmentation brusque puis d'une sorte de plateau au niveau des régions âgées immobiles dont l'allongement est achevé.

Les courbes obtenues (croissance, teneur en auxines, activité des auxines-oxydases) qui, malheureusement ne concernent pas la même espèce et, de ce fait, ne sont pas rigoureusement comparables, sont donc de formes très différentes: toutes trois sont d'abord ascendantes pour la région apicale et forment un plateau pour les régions de la tige qui ont cessé de s'allonger mais les deux premières

seulement sont des courbes en cloche et leurs deux maximums ne se correspondent pas (1).

Si les variations de la croissance et de la teneur en auxines dans les différentes parties de la région mobile créent une impression d'anarchie ou d'incertitude due sans doute à l'insuffisance des données acquises, il résulte cependant de la confrontation des divers graphiques que la partie terminale circumnutante considérée dans son ensemble est caractérisée par la *corrélation entre la faible activité auxines-oxydasique, la présence d'auxines libres et le taux élevé de la croissance* (2). *Au contraire, la partie de la tige plus éloignée de l'apex et devenue immobile est marquée à la fois par la haute activité du système auxines-oxydasique, la chute de la teneur en auxines et l'arrêt corrélatif de l'allongement* (3).

B) INHIBITEURS D'ENZYMES

Le résultat de nos expériences pourrait être rapproché du problème des auxines-oxydases évoqué au début de ce chapitre et notamment des travaux de P.E. PILET (1957 a et 1957 d) que nous y avons signalés et qui portent sur l'activation des systèmes auxines-oxydasiques. L'action de l'acide iodo-acétique sur les composés sulfydrilés et l'antagonisme mis en évidence par PILET entre les corps à fonction thiol et les auxines-oxydases pourrait permettre de supposer que l'acide iodo-acétique perturberait la circumnutation en bloquant les fonctions SH, en élevant par là l'activité des auxines-oxydases et en intervenant par suite sur les processus de croissance. D'autre part, PILET a pu montrer que le 2,4-dinitrophénol active les auxines-oxydases : une chaîne de réactions du même type pourrait ainsi être invoquée dans le cas de cet inhibiteur. Comme, dans nos expériences, la perte du mouvement était sans doute accompagnée d'un arrêt parallèle de la croissance et régulièrement suivie à plus ou moins brève échéance de la mort du rameau, il risque d'être difficile, par ce seul procédé biochimique de déceler

(1) Cependant, une incertitude subsiste peut-être encore : le léger maximum d'activité auxines-oxydasique des deux mm apicaux de la tige et le vrai minimum observé immédiatement en-dessous sont-ils constants? Dans ce cas, si ce ne sont pas des fluctuations fortuites, n'y aurait-il pas une relation entre la diminution puis l'augmentation de l'activité des enzymes et l'augmentation puis la diminution de la teneur en auxines ou du taux de croissance?

(2) Cette corrélation demanderait une discussion spéciale. PILET 1957 d présente en effet un nouvel aspect du problème en faisant intervenir le rôle de fonctions thiols dans la régulation biochimique de la croissance cellulaire et discute l'action réciproque des processus biochimiques qui régissent la croissance des tissus. Il résulte de ces recherches que la perte d'activité des auxines-oxydases diminue immédiatement la destruction in vivo des auxines endogènes d'où découle une accélération de la croissance : n'y aurait-il pas, dans la région mobile de la tige de *Phaseolus*, une chaîne de réactions qui conduirait aux phénomènes de circumnutation : perte d'activité des systèmes auxines-oxydasiques, puis diminution de l'inactivation *in vivo* des auxines donc accumulation de ces hormones et augmentation du taux de croissance? En agissant sur une des phases de ce processus, comme PILET l'a fait avec des activateurs des systèmes auxines-oxydasiques (composés phénolés, 1957 a, hydrazide maléique, 1957 e), l'observation parallèle des caractères du mouvement et de l'activité modifiée des auxines-oxydases, pourrait permettre d'approcher les relations entre ces phénomènes; nous renvoyons, pour cette question, aux § IV A et VI B du présent chapitre.

(3) C'est aussi dans cette dernière région de la tige que, comme nous l'avons vu (chap. 2) les feuilles encore incomplètement développées et appliquées contre l'axe dans la région circumnutante, achèvent leur différenciation et déploient leur limbe. Il pourrait y avoir une relation essentielle entre ces caractères de la morphogenèse et les faits d'ordre physiologique indiqués ci-dessus.

des transformations dont on puisse affirmer qu'elles sont liées à un mécanisme physiologique qui serait propre à la circumnutation elle-même.

Nos résultats semblent cependant mettre très nettement en évidence le *rôle de phénomènes enzymatiques dans les processus qui déterminent directement ou non le mouvement révolutif.* Les expériences que nous venons de relater, destinées à déterminer la nature de ces phénomènes enzymatiques, sont, en fait, un travail préliminaire, et montrent que cette méthode d'investigation, malgré les difficultés d'interprétation qu'elle soulève, peut cependant être fructueuse.

TROISIÈME PARTIE

Les rapports entre la volubilité, les polarités latérales et les rythmes endogènes

---

CHAPITRE XI

LES TENDANCES LATERALES CHEZ LES VEGETAUX ET LES MOUVEMENTS REVOLUTIFS

I. — INTRODUCTION

Un des caractères les plus frappants des tiges volubiles est la quasi-constance du sens de leur enroulement; il est classique de les distinguer en trois catégories : les dextrorses, les sinistrorses et celles à sens variable (voir par exemple PILET). On sait, d'autre part, que les tendances dextres et sénestres sont très répandues dans les phénomènes de la biologie végétale (voir ci-dessous le chapitre 14, où nous relatons notamment les travaux et les remarques de WICHURA, SEIFRIZ, VAN ITERSON et surtout SCHMUCKER et GOEBEL) ; on connaît d'ailleurs beaucoup mieux les manifestations morphologiques de ces tendances que le mécanisme physiologique des polarités latérales qui en sont l'origine. Nous allons essayer de passer en revue, sommairement, ces polarités latérales, en rappelant les liens qui les rattachent peut-être les unes aux autres et en insistant, bien entendu, sur le cas les tiges volubiles.

II. — DEFINITION DU SENS

Malgré l'importance de ces phénomènes, la définition du sens de torsion, d'enroulement, etc... est, en botanique, une source de confusions et de contraductions fréquentes, comme l'ont montré WICHURA, POLI, BERTON, J. TRONCHET et bien d'autres. Ainsi SCHIMPER signale que les dents du péristome sont tordues de gauche à droite chez certaines mousses et de droite à gauche chez d'autres, pour lesquelles les figures indiquent le même sens de torsion. Sur une confusion du même ordre, s'est édifiée une discussion entre AMBRONN et WORTMANN à propos des tiges volubiles. En général, les travaux qui mentionnent des torsions ne sont intelligibles que s'ils comportent des figures. La confusion provient de ce que certains auteurs emploient les expressions *a droite*, *à gauche*, *sinistrorse*, *dextrorse*, etc..., sans préciser le mode d'observation. Les uns définissent le sens d'après un observateur réel qui regarde la plante par côté, de l'extérieur, alors que d'autres, comme DE CANDOLLE et DUTROCHET, supposent plus ou moins implicitement un observateur fictif, analogue au « bonhomme d'Ampère » des physiciens placé dans l'axe de l'hélice, de la spirale ou du mouvement.

Cette deuxième conception qui semble la plus rationnelle est souvent adoptée; elle suppose que l'observateur fictif est situé dans l'axe de l'hélice et observe l'enroulement dans le sens de la base à l'apex. Ainsi placé un observateur verra une tige de *Convolvulus* s'enrouler de droite à gauche et l'enroulement pourra être dit « à spires sénestres ». Les expressions « sens des aiguilles d'une montre » (nutation d'une tige de *Lonicera*) ou « sens inverse des aiguilles d'une montre » (tige de *Convolvulus*) ne sont pas ambiguës à condition de préciser que le mouvement est observé par-dessus. BERTON 1948 (suivi par nous-même en 1952 et par Mme J. TRONCHET en 1954) suggère les expressions plus simples encore de « sens trigonométrique » = « sens positif » = « sens + » (*Convolvulus*) et « sens négatif » = « sens — » (*Lonicera*). Ces dernières notations impliquent l'orientation de l'observateur qui est, bien entendu, supposé au-dessus de la trajectoire du mouvement révolutif. On pourrait également, avec les physiciens, dire « sens direct » pour sens + et « sens inverse » pour sens —.

Le tableau suivant donnera une idée de la division des botanistes dans le mode de désignation de ces sens d'enroulement en prenant comme exemple le cas des *Convolvulus*.

sens positif trigonométrique = *sens direct* des physiciens

gauche (à g., vers la g., sinistrorse links...) MOHL, A.P. DE CANDOLLE, NOLL, SCHENCK, CHODAT, PFEFFER, SIERP, MANGENOT, BÜNNING, PILET, etc...

droite (à d., dextrorse, rechts...) LE MAOUT et DECAISNE, DUCHARTRE, VAN TIEGHEM, CRIÉ, BONNIER et LECLERC DU SABLON, D. BACH.

sens *inverse du soleil*, DARWIN

sens *inverse des aiguilles d'une montre*, JACQUES-FÉLIX

sens *inverse* (sous-entendu = des aiguilles d'une montre), ERRÉRA et LAURENT, MASSART (1923)

sens *positif* : BERTON (1948)

On voit par ce bref aperçu que les mots *gauche* et *droite* sont les plus employés dans les ouvrages de botanique, mais avec une signification aussi ambiguë que possible; il convient donc de les rejeter. Le « *sens du soleil* » n'est constant que dans un même hémisphère et ne saurait par suite intervenir dans une définition générale. L'expression « *sens des aiguilles d'une montre* » donne une définition

parfaite mais est d'un emploi peu pratique. Les mots *direct* et *inverse*, employés par les physiciens paraissent s'imposer : nous préférons ne pas les utiliser à cause de l'emploi malheureux qui en a été fait (« pour ne donner lieu à aucune équivoque ») par ERRÉRA et LAURENT, suivis par MASSART. Nous donnons finalement la préférence aux mots *positif* et *négatif* parce qu'ils sont d'une utilisation commode.

III. — REPARTITION DES SENS + ET —

Nous avons été amené, au cours de notre travail, en vue de certaines confrontations utiles, à envisager les phénomènes d'enroulement et de torsion ou d'une façon générale les faits de polarité latérale, dans un cadre plus étendu que ne l'aurait exigé la seule étude des tiges volubiles. Pour maintenir autant que possible l'homogénéité de la présente étude, nous nous limiterons dans les pages qui suivent au cas de la circumnutation et nous renvoyons à un appendice placé à la fin de ce mémoire l'exposé et la discussion des autres phénomènes apparentés.

A) VRILLES

Les vrilles ne semblent pas avoir de sens de circumnutation privilégié. Le plus souvent, la trajectoire est elliptique ou circulaire. Si elle a un sens défini, qui n'est d'ailleurs pas toujours facile à déterminer, ce sens peut s'inverser au cours du mouvement d'une même vrille. DARWIN (1877) a remarqué la variabilité du sens chez les vrilles de l'*Echinocystis lobata* et du *Cardiospermum halicacabum*. Pour d'autres espèces, ses observations, trop peu nombreuses, laissent des doutes sur la constance d'un sens défini (sens positif : *Cissus discolor*, *C. antarcticus*, *Passiflora gracilis;* sens négatif : *Zanonia indica*). Chez le *Cyclanthera pedata*, MULLER (1887) a observé 16 vrilles à nutation positive pour 4 de sens négatif; chez 7 vrilles de *Lathyrus tingitanus*, A. QUANTIN (1950) a noté la constance du sens négatif. Chez diverses Cucurbitacées, Mme J. TRONCHET (1954 c) a pu constater la possibilité des deux sens du mouvement; cet auteur précise que les changements de sens se produisent lorsque la vrille est dans une des deux positions de courbure maximale de la révolution.

B) TIGES NON GRIMPANTES ET ORGANES NON VOLUBILES

Le volumineux travail de DARWIN (1882) montre qu'en règle générale les mouvements de circumnutation des jeunes semis n'ont pas de sens privilégié. Il en est ainsi pour l'*Asparagus plumosus* (RAWITSCHER 1930), pour les coléoptiles de *Triticum* (ARNAL 1955) et sans doute pour la 1re feuille du *Bulbine annua* (COURTOT 1955 a).

C) TIGES GRIMPANTES ET TIGES VOLUBILES

Selon SCHMUCKER, un peu plus de vingt espèces volubiles sont de sens inconstant; ce caractère est partagé, d'après DARWIN (1877), par un certain nombre de tiges animées de mouvements révolutifs mais grimpant par des vrilles; les espèces à volubilité constante positive sont relativement moins nombreuses que celles nutant en sens inverse. Les traités classiques donnent souvent des exemples des trois types de volubilité : positive, négative et variable (sinistrorse, dextrorse et sinistro-dextrorse); dans le tableau qui va suivre, nous nous sommes efforcé de rassembler la documentation bibliographique sur cette question, en groupant les espèces suivant la classification du *Syllabus* d'ENGLER pour faciliter d'éventuels rapprochements. Certaines indications de cette liste résultent d'ailleurs de nos observations personnelles (dans les Jardins Botaniques de Besançon et Tübingen).

SCHIZAEACEAE (Filicales)

\+ *Lygodium* p.p. (SCHENCK), *articulatum, scandens* (DARWIN)

\+ et — *Lygodium* p.p. (SCHENCK), *japonicum* (BAILLAUD); cf. *Ugena* : — (DE CANDOLLE 1832); cf. aussi EICHLER : *japonicum* et *scandens*, + et —

OPHIOGLOSSACEAE (Filicales)

— *Ophioglossum* sp. (PALM)

STEMONACEAE (Liliiflorae)

\+ *Roxburghia viridiflora* (DARWIN)

LILIACEAE

\+ et — *Rhipogonum* (CRIÉ *in* DARWIN 1882 p. XVII); EICHLER : +

\+ et — *Gloriosa plantii*, tige grimpante (DARWIN) renversements observés

\+ et — *Bowiea volubilis*

\+ et — *Asparagus* (BRAUN : + et —; SCHENCK : +); *A. plumosus* (NEWCOMBE 1914 : + et —); *Medeola* (BRAUN : + et —); *A. medeoloides* = *M. asparagoides* (MOHL : +, JOST 1913 : —) = *Myrsiphyllum asparagoides* (RAWITSCHER 1932 d'après NOLL[e]: —); *A. verticillatus* (EICHLER)

\+ *Ruscus androgynus* (DARWIN)

\+ *Thysanotus* (EICHLER)

— *Geitonoplesium* (EICHLER)

— *Lapageria rosea* (DARWIN)

— *Eustrephus latifolius* (BAILLAUD)

AMARYLLIDACEAE

\+ *Alstroemeria* (EICHLER)

DIOSCOREACEAE (1)

Dioscorea, subg. *Helmia*

\+ section *Dematostemon : adenocarpa, moyobambensis, sincorensis, puncticulata, rajanioides, galiiflora, sandiensis, campestris, sanpaulensis, tauri-*

(1) Les données concernant les sous-genres *Helmia*, *Eudioscorea* et *Stenophora* du genre *Dioscorea*, sont essentiellement extraites de l'ouvrage de KNUTH, dont nous avons respecté la division en sections. Lorsque KNUTH mentionne un sens déterminé comme caractère d'une section, nous indiquons ce sens avec la liste des espèces constituant la section selon KNUTH. Lorsque l'auteur n'indique pas le sens de l'enroulement des espèces d'une section, nous avons parfois pu préciser le sens de quelques espèces de cette section grâce aux publications de PRAIN et BURKILL et de JACQUES-FÉLIX.

glossum, löfgrenii, pichinchensis, triangularis, giberlii, beecheyi, tweedici, glomerulata, nodosa, boliviensis, tarmensis, bulbotricha, trachyandra, delicata, mucronata, permollis, anomala, maianthemoides, stenophylla, epistephioides, tubuliflora, tubulosa, piauhyensis, cinnamomifolia, campanulata, costaricensis, lindmanii, sericea, fendleri, pilosiuscula, lacerdaci, du chassaingii, sapindoides, itapirensis, amoena, contracta

— sect. *Brachyandra : hexagona, bemandry, soso, analalavensis, heteropoda, trichopoda*

— sect. *Perrierina : mamillata, sambiranensis*

— sect. *Sphaerantha : multiflora, concepcionis, venosa, commutata, guianensis, macrocapsa, albinervia, palidinervia, jamesonii, nitida, traillii, tenuiphyllum, ekmanii, scabra, aspera, biplicata, paraguayensis, guanayensis, gouanioides*

— sect. *Hyperocarpa : adenantha, mantiqueirensis, grisebachii, niederleinii*

— sect. *Chondrocarpa : altissima, poeppigii, riparia, samydea, calcarea, ovata, dendrotricha, mollis*

— sect. *Opsophyton : macroura, latifolia, violacea, sansibarensis, antaly, perrieri, macabiha; bulbifera, rogersii, brandisii, punctata, longipetiolata; cotinifolia, stipulosa, barchellii, brownii, mundtii, natalensis, trichantha, ovinata, velutina, acuminata, maciba, fimbriata, seriflora*

\+ sect. *Opsophyton* p. p. (PRAIN et BURKILL) : *inopinata*

\+ sect. *Trigonobasis : convolvulacea, hirsuticaulis, joliscana, nematodes, galeottiana, birschelii, purdiei, philippiana, liebmannii, cruzensis, lobata, salvadorensis, reversiflora, militaris, ulinei*

\+ sect. *Centrostemon : mandonii, grandis, wittiana, sulcata, organensis, glandulosa, grandiflora, syringifolia, piperifolia, schwackei, larecajensis, pellegrini, panamensis, multispicata, microura*

\+ sect. *Cycladenium : caldasensis, lehmannii, chiquiacensis, curitybensis, calderillensis, hastiformis, racemosa, furcata, megalantha, hieronymi, coriacea, moritziana, sprucei, choriandra, kuntzii, lundii, stenopetala, sellowiana, lilloi, nuda, macrantha, tucumanensis, fracta, spectabilis, perdicum, septemnervis*

\+ sect. *Monadelpha : monadelpha, de mourae, trifurcata, gaumeri, bermejensis, praetervisa, guaranitica, herzogii, ovalifolia, toldosensis, cienegensis, aculata, coronata, lagoa-santa, emtomophila, monandra*

— sect. *Trigonocarpa : microbotrya*

— sect. *Stenocarpa : ternata*

— sect. *Trifoliatae : trifoliata, cubijensis*

— sect. *Lasiophyton : triphylla, stolzii, dregeana, forbesii*

— sect. *Trieuphorostemon : kerrii, tomentosa, arachnida, melanophyma, kamaonensis, engleriana, firma, rotundifoliata, mengtzeana, tenii, fargesii, subfusca, delavayi, burkillii, mairei, tamarisciflora, pierrei, pentaphylla, jacquemontii, kalkapershadii, elmeri, inaequifolia, cumingii, polyphylla, echinata, blumei, scortechinii, globifera*

— sect. *Botryosicyos :* KNUTH ne précise pas le sens; celui-ci est —, selon JACQUES-FÉLIX chez les espèces *quartitiana, cochleari-apiculata* et *knuthiana*

Dioscorea, subg. *Eudioscorea*

— sect. *Macrogynodium : trifida, angustifolia, dugesii, joseensis, urophylla, bernoulliana, nelsonii, cymosula, remotiflora, stegelmanniana*

\+ sect. *Apodostemon* p. p. : *cynanchifolia, palmeri, pumicicola, spiculiflora, truncata, argyrogyna, crotalariifolia*

\+ et — sect. *Apodostemon* p. p. : *macrostachya, trisecta* (généralement +)

— sect. *Apodostemon* p. p. : *cuspidata, marginata, melastomatifolia, tenuifolia, planistipulosa*

— sect. *Macropoda : villosa, caucasica, balcanica, deltoidea, coreana, prazeri, clarkei, sikkimensis, panthaica, oenea, zingiberensis, tenuipes,*

enneaneura, maximowiczii, teniaculigera, septemloba, quinqueloba, althaeoides

— sect. *Heterostemon : floribunda, lepinapensis*

— sect. *Combilium : birmanica, flabellifolia, ledermannii, borneensis, tiliifolia, esculenta, korrorensis, palauensis, raymundii, daunaea, cambodiana, ridleyi*

— sect. *Parallelostemon : bridgesii, pedicellata, pencana, ionophylla*

— sect. *Microdioscorea : aristolochiifolia, saxatilis, obtusifolia, humifusa, variifolia, tenuis, modesta, besseriana, antucoana, weberbaueri, tenella, stenocolpus, axilliflora, geissei, litoralis, gracilis, gayi, microcephala*

— sect. *Pygmaeophyton : nana, oligophylla, fastigiata, ancachsensis, paupera, longipes, uliginosa*

— sect. *Chirophyllum : volckmannii, bryoniaefolia, brachystachya, auriculata, cissophylla, valdiviensis, brachybotrya, buchtienii, andina, pedatifida, acerifolia, nervosa, araucana*

— sect. *Cincinnorhachis : rumicoides, pallens*

— sect. *Oxypetalum : densiflora, carionis, laevis, yucatensis, albicaulis*

— sect. *Sarcocapsa : plumifera, oaxacensis*

— sect. *Brachystigma : cyanisticta, sinuata*

— sect. *Lychnostemon : ceratandra, polygonoides, martiana, quirogae, congestiflora, synandra, bahiensis, matagalpensis, wrightii, meridensis, tamoidea, cubensis*

— sect. *Macrocarpaea : preussii, hylophila, chevalieri, dawei, malchairii, andongensis*

— sect. *Polyneuron : orizabensis, pringlei, platycolpota, cyphocarpa, multinervis, minima*

— sect. *Siphonantha : longituba, urceolata*

— sect. *Symphyostemon : rusbuyi*

— sect. *Hemidematostemon : oppositiflora, heptaneura, diamantinensis, dumetosa, torticaulis, fluminensis, beyrichii, debilis, pumila*

— sect. *Triapodandra : kunthiana, therezopolensis, stellaris, helmioidea*

— sect. *Lasiogyne : dodecaneura, discolor, vittata*

+ sect. *Asterotricha : schimperiana, fulvida, stellato-pilosa, hockii, lanata, dusenii*

+ sect. *Enantiophyllum : batatas, doryphora, japonica, kelungensis, fauriei, futschauensis, alata, hamiltonii, belophylla, gibbiflora, persimilis, pseudojaponica, raishaensis, belophylloides, fordii, formosana, preangeriana, peperoides, oxyphylla, soror, luzonensis, loheri, wilkenii, mindanaensis, merrillii, myriantha, foxworthyi, lufensis, seemannii, lepcharum, wallichii, anguina, listeri, polyclados, pulverea, aspersa, bicolor, glabra, vexans, pyrifolia, watii, spicata, intermedia, wightii, obcuneata, trinervia, siamensis, orbiculata, havilandii, pubera, zollingeriana, nummularia, benthamii, opaca, angulata, glaucoidea, oppositifolia, prainiana, decipiens, trimenii, brevipetiolata, camphorifolia, hongkongensis, angusta, matsudai, tarokoensis, laurifolia, tenuifolia, kingii, nurii, harrissii, vilis, salicifolia, filiformis, sarawakensis, sarasinii, warburgiana, celebesiana, koordersii, grata, colocasiaefolia, abyssinica, lecardii, mildbraedii, sagittifolia, angustifolia, acarophyta, armata, brevispicata, ekolo, engbo, pruinosa, sapinii, zara, liebrechtsiana, camerunensis, occidentalis, togoensis, praehensilis, minutiflora, rotundata, baya, caillei, demeusii, ealaensis, gribinguiensis, costermansiana, longespicata, lilela, litoie, moma, pynaertioides, smilacifolia, hystrix, grandibulbosa, sublignosa, pendula, pynaertii, echinulata, flamignii, claessensii*

+ sect. *Syntepaleia : hirtiflora, rubiginosa, polyantha, semperflorens, hypotricha*

+ sect. *Stenophyllidium : hastifolia, transversa*

+ sect. *Stenocorea : stenomeriflora*

— sect. *Cardiocarpa : madagascariensis, lucida, majungensis, bemarivensis*

Dioscorea, subg. *Stenophora*

— sect. *Eustenophora : membranacea* (PRAIN et BURKILL)

— sect. *Shannicorea : yunnanensis, submollis, hemsleyi, subcalva, nitens, marlini, velutipes, rangunensis*

+ et —? *Dioscorea*, subg. *Testudinaria, elephantipes :* — (MOHL) ; *montana* (= *silvatica*) : + et — (SCHENCK, PFEFFER 1912)

— *Higinbothamia synandra* (KNUTH)

+ et —? *Rajania;* — selon DE CANDOLLE (1832) ; + selon KNUTH pour le R. *cyclophylla; brasiliensis :* +, *hastata :* — (EICHLER) ; + et — selon CRIÉ *in* DARWIN 1882 p. XVII.

— *Tamus* (PALM) *communis* (DUTROCHET 1837)

MORACEAE

— *Humulus* (PALM) *japonicus* (ULEHLA), *lupulus* (MOHL)

LORANTHACEAE

+ et — *Loranthus* (*Struthanthus*) *complexus* (EICHLER)

ARISTOLOCHIACEAE

+ *Aristolochia altissima, glauca* (MOHL), *grandiflora* (DARWIN : *gigas*), *macrophylla, sipho* (MOHL), *tomentosa* (BAILLAUD)

POLYGONACEAE

— *Polygonum* (PALM, SCHENCK), *auberti* (SALAGEANU), *baldschuanicum* (A. et J. TRONCHET 1953), *convolvulus* (CRIÉ), *dumetorum* (DARWIN d'après DUTROCHET), *fagopyrum* (plantules étiolées : NOLL 1885), *scandens* (MOHL), *zippelii* ainsi que la plupart des représentants de la section *Tiniaria* (DANSER)

+ et — *Muehlenbeckia* (BRAUN, SCHMUCKER), *complexa* (*Polygonum complexum* : PFEFFER), *adpressa, sagittifolia, varians* (EICHLER)

BASELLACEAE (Centrospermae)

—? *Basella* (PALM : —, DE CANDOLLE 1832 : —, CRIÉ : +)

+ *Boussingaultia* sp. (CRIÉ), *baselloides* (TÉODORESCO)

RANUNCULACEAE

+ et — *Clematis* (DARWIN) : l'auteur a observé le sens + pour les *C. glandulosa, montana, sieboldii*, le sens — pour le *C. flammula*, les deux sens (avec renversements) chez les *C. calycina* et *microphylla* var. *leptophylla;* il admet que les tiges grimpantes de toutes les espèces de ce genre n'ont pas de sens privilégié.

+ *Aconitum volubile* (EICHLER)

LARDIZABALACEAE (Ranales)

+ *Akebia* sp. (CRIÉ), *quinata* (DARWIN)

+ *Lardizabala* sp. (CRIÉ)

BERBERIDACEAE (Ranales)

+ *Holboellia* (*Stauntonia*) *latifolia* (DARWIN)

MENISPERMACEAE (Ranales) : les espèces volubiles sont sénestres selon DIELS.

+ *Cocculus* (DE CANDOLLE 1832)

+ *Menispermun* (PALM), *canadense* (MOHL)

+ *Cissampelos caapeba* (MOHL)

+ *Stephania* sp. (CRIÉ), *rotunda* (DARWIN)

+ *Chondrodendron tomentosum* (MC INTYRE)

MAGNOLIACEAE (Ranales)

— *Schizandra* sp. (CRIÉ), *marmoratum* (DARWIN)

LAURACEAE (Ranales)
\+ *Cassytha filiformis* (MOHL, MIRANDE, malgré BOEWIG : « clockwise ») ; + sauf *flava* (+ et — : EICHLER)

PAPAVERACEAE (Rhoeadales)
irrég. *Fumaria officinalis*, tige grimpante (DARWIN)
irrég. *Dicentra thalictrifolia*, tige grimpante (DARWIN)

SAXIFRAGACEAE
— *Roussea* (EICHLER)

PITTOSPORACEAE (Rosales)
\+ *Marianthus* sp. (CRIÉ)
\+ *Sollya* sp. (CRIÉ), *drummondii* (DARWIN)

LEGUMINOSAE mimosoideae
\+ et — *Entada polystachya* (*Mimosa entada* : DUTROCHET 1837)

LEGUMINOSAE Papilionatae Loteae
\+ *Wistaria* (SCHENCK) *chinensis* (DARWIN)

LEGUMINOSAE Papilionatae Hedysareae
\+ *Nissolia* (DE CANDOLLE 1832), *fruticosa* (BAILLAUD)

LEGUMINOSAE Papilionatae Vicieae
\+ *Abrus praecatorius* (BRAUN et DE CANDOLLE 1832, malgré MOHL : —)
\+ et — *Pisum sativum*, tige grimpante et vrilles (DARWIN)

LEGUMINOSAE Papilionatae Phaseoleae
\+ *Clitoria ternata* (MOHL)
\+ *Apios tuberosa* (*Glycine Apios* : MOHL)
\+ *Phaseolus* (SCHENCK), *coccineus*, *domingensis*, *maculatus*, *multiflorus* (TÉODORESCO), *saccharatus*, *vexilatus*, *vulgaris* (MOHL)
\+ *Dolichos* (DE CANDOLLE 1832), *lablab* (TÉODORESCO), *rotundifolia* (MOHL)
\+ *Rhynchosia phaseoloides* (*Glycine carabaea* : MOHL)
\+ *Teramnus labialis* (= *Glycine parviflora* : MOHL)

TROPAEOLACEAE (Geraniales)
\+ et —? *Tropaeolum*, tiges grimpantes à sens probablement variables : *T. azureum* +, *pentaphyllum* +, *peregrinum* —, *tricolorum* var. *grandiflorum* — (DARWIN)

MALPIGHIACEAE (Geraniales)
\+ *Thryallis* sp. (CRIÉ), *brachystachis* (DARWIN)
\+ *Banisteria* (DE CANDOLLE 1832), *sagittata*, *paniculata* (MOHL)
\+ *Hiptage madablota* (= *Tryopteris jamaicensis* : MOHL)
\+ *Stigmatophyllon ciliatum* (BOR et RAIZADA)

POLYGALACEAE
\+ *Securidaca* (EICHLER)
\+ *Comesperma* (EICHLER)

EUPHORBIACEAE (Geraniales)
\+ *Tragia* (DE CANDOLLE 1832)
\+ *Dalechampia scandens* (MOHL)
\+ *Plukenetia* (EICHLER)

CELASTRACEAE (Sapindales)
\+ *Celastrus* (EICHLER), *scandens* (BAILLAUD)

HIPPOCRATEACEAE (Sapindales)
\+ et — *Hippocratea schimperiana* (= *obtusifolia*) (EICHLER)

RHAMNACEAE

— *Berchemia* (EICHLER)

DILLENIACEAE (Parietales)

+ et — *Hibbertia dentata*, renversement observé (DARWIN)

+ et — *Davilla* (F. MULLER, VELENOVSKY)

VIOLACEAE (Parietales)

— *Corynostylis* (= *Calyptrion* : DE CANDOLLE 1832)

+ *Anchietea* (EICHLER)

TERNSTROEMIACEAE (Parietales)

+ *Actinidia* (EICHLER)

PASSIFLORACEAE (Pariétales)

+ et —? *Passiflora* (PALM : +, DE CANDOLLE 1832 : +), *coerulea*, tige grimpante et vrille (BAILLAUD : — dans un cas), *gracilis*, tige grimpante et vrilles (DARWIN : —) constance douteuse.

LOASACEAE (Pariétales)

+ et — *Loasa aurantiaca*, *herbertii* (DARWIN), *lateritia*, renversements observés (TEODORESCO) ; cf. *Blumenbackia lateritia* (VELENOVSKY d'après SACHS)

+ et — *Grammatocarpus* (= *Scyphantus*) *elegans* (= *volubilis*), renversements observés (DARWIN)

COMBRETACEAE (Myrtiflorae)

+ *Combretum* sp. (CRIÉ), *argenteum* (DARWIN)

+ *Quisqualis indica* (= *pubescens* : MOHL)

PLUMBAGINACEAE (Sympetales Plumbaginales)

— *Plumbago rosea* (DARWIN)

OLEACEAE (Sympetales Contortae)

+ *Jasminum gracile* (MOHL), *pauciflorum* (DARWIN)

LOGANIACEAE (contortae)

+ *Gelsemium sempervirens* (SOLEREDER 1895)

GENTIANACEAE (Contortae)

— *Crawfurdia* (EICHLER)

APOCYNACEAE (Contortae)

+ *Mandevillea* sp. (CRIÉ), *suaveolens* (TEODORESCO)

+ *Dipladenia* sp. (CRIÉ), *crassinoda*, *urophylla* (DARWIN)

+ *Echites* sp. (CRIÉ)

ASCLEPIADACEAE (Contortae)

+ *Periploca* (DE CANDOLLE 1832), *africana*, *graeca* (MOHL)

+ *Asclepias* (PALM, SCHENCK), *carnosa* (MOHL)

+ *Cynanchum* (PALM), *acutum* (MOHL)

+ *Vincetoxicum nigrum* (MOHL)

+ *Stephanotis floribunda* (DARWIN)

+ *Ceropegia gardnerii* (DARWIN)

+ *Araujia hortorum* (BAILLAUD)

+ *Philibertia gracilis* (BAILLAUD)

CONVOLVULACEAE (Tubiflorae)

+ *Convolvulus* (PALM, SCHENCK) *arvensis*, *gangeticus*, *sepium*, *sibiricum* (MOHL)

+ *Ipomaea* (PALM), *bona nox*, *carnea* (MOHL), *coccinea* (BAILLAUD),

coerulea, farinosa, hederacea, muricata, purpurea (MOHL), *quamoclit* (BAILLAUD), *sibirica, superba* (TÉODORESCO)

\+ et —? *I. jucunda* : un cas avec inversion (DARWIN) ; observation douteuse.

\+ *Argireia* (Rivea) *tiliaefolia* (DARWIN)

\+ *Cuscuta* (PALM), *africana* (MOHL), *cephalanti* (ULOTH 1860), *europaea, epilinum, epithymum* (MOHL), *gronovii* (A. et J. TRONCHET 1950), *monogyna* (ENGLER et GILG 1912), *odorata* (BAILLAUD)

POLEMONIACEAE (Tubiflorae)

\+ *Cobaea scandens*, tige grimpante (DARWIN) ; constance douteuse

BORRAGINACEAE (Tubiflorae)

\+ *Tournefortia volubilis* (MOHL)

VERBENACEAE (Tubiflorae)

— *Clerodendron* sp. (CRIÉ), *thomsonii* (DARWIN)

\+ *Petraea* (EICHLER) *volubilis* (BOR et RAIZADA)

SOLANACEAE (Tubiflorae)

\+ et — *Solanum dulcamara* (SCHENCK)

\+ ? *S. jasminoides*, tige grimpante (DARWIN) ; constance douteuse

SCROPHULARIACEAE (Tubiflorae)

—? *Rhodochiton volubile*, tiges grimpantes (DARWIN) ; constance douteuse

irrég. *Maurandia* (*Lophospermum*) *barclayana* (+ et —), *erubescens* var. *purpureum* (irrég.), tiges grimpantes (DARWIN)

BIGNONIACEAE (Tubiflorae)

\+ et —? *Bignonia* : tiges grimpantes à sens probablement variable : B. sp., —, *B. capreolata* +, B. *tweedyana* + et — (DARWIN)

\+ *Tecoma* sp. (CRIÉ), *jasminoides* (DARWIN)

irrég. *Eccremocarpus scaber*, tige grimpante (DARWIN)

LENTIBULARIACEAE

\+ *Utricularia volubilis* (EICHLER)

ACANTHACEAE (Tubiflorae)

\+ *Thunbergia* (DE CANDOLLE 1832), *alata* (DARWIN), *capensis* (MOHL), *coccinea* (BAILLAUD), *fragrans* (MOHL), *gibsoni, reticulata* (BAILLAUD)

— *Adhatoda* sp. (CRIÉ), *cydoniaefolia* (DARWIN)

RUBIACEAE (Rubiales)

— *Lecontea* sp. (DARWIN)

— *Manettia* sp. (CRIÉ), *bicolor* (DARWIN)

— *Paederia foetida* (MOHL)

— *Morinda* (DE CANDOLLE 1832)

— *Uncaria* (EICHLER)

CAPRIFOLIACEAE (Rubiales)

— *Lonicera* (PALM, SCHENCK), *brachypoda* (DARWIN), *caprifolium* (MOHL), *japonica* (BAILLAUD), *periclymenum* (MOHL)

VALERIANACEAE

\+ et — *Valeriana phaseoli* (EICHLER)

CUCURBITACEAE (Cucurbitales)

\+ *Momordica* (DE CANDOLLE 1832)

\+ et — *Echinocystis lobata*, tige grimpante et vrilles : davantage de + observés que de — (DARWIN)

\+ ? *Zanonia indica*, tige grimpante et vrilles (DARWIN) ; constance douteuse

\+ *Ceratosicyos* (EICHLER)

CAMPANULACEAE (Campanulatae)

\+ et — *Campanula lanceolata* (EICHLER)
\+ et — *Codonopsis* (BRAUN) *rotundifolia* (EICHLER)
\+ *Cyphia*? (*Cypheo*) *volubilis* (MOHL)

COMPOSITAE (Campanulatae)

\+ *Mutisia* (EICHLER)
\+ *Senecio* (EICHLER)
\+ *Microglossa* (EICHLER)
\+ *Eupatorium scandens* (MOHL)
\+ et —? *Mikania* (BRAUN : + et —; CRIÉ : +) sp. (F. MULLER 1867 : —), *scandens* (DARWIN : +), *cordifolia*, *speciosa* (EICHLER : + et —).

Les données les plus sûres du tableau précédent concernent, en principe, les tiges volubiles; elles ont pu être établies par leurs auteurs et contrôlées par de nombreux observateurs d'après le simple examen de tiges adultes enroulées sur leur support; dans quelques cas pourtant (*Stigmatophyllon ciliatum*, *Gelsemium sempervirens*, *Chondrodendron tomentosum*...) notre documentation se limite à une seule figure publiée dans un ouvrage déterminé.

Il n'en est pas de même de la circumnutation des tiges grimpantes non volubiles dont le sens ne peut être défini qu'après une longue étude du mouvement lui-même : les observations à cet égard sont sans aucun doute peu nombreuses et si par exemple DARWIN indique qu'il a vu le *Tropaeolum azureum* nuter en sens +, cela est loin de signifier que cette plante nute toujours dans ce sens. Pour cette raison, nous admettons que les *Clematis* (chez lesquels DARWIN a observé, suivant les espèces, le sens positif, le sens négatif ou les deux indifféremment, en suggérant la variabilité du sens dans toutes les espèces), ainsi que les *Tropaeolum* et les *Bignonia* grimpants possèdent tous un sens variable de révolution. La constance du sens nous paraît également très douteuse chez d'autres espèces grimpantes : *Passiflora gracilis*, *Cobea scandens*, *Solanum jasminoides*, *Rhodochiton volubile*, *Zanonia indica*.

Pour les plantes grimpantes non volubiles, nous retiendrons simplement que beaucoup d'entre elles, sinon toutes, ont en commun le caractère de la variabilité du sens de leur circumnutation, qu'elles appartiennent aux Monocotylédones comme le *Gloriosa*, aux *Dialypétales*, comme les *Clematis*, les *Fumariacées* grimpantes, le *Pisum sativum*, les *Tropaeolum*, ou aux Gamopétales : *Maurandia* (Scrofulariacées), *Bignonia*, *Eccremocarpus* (Bignoniacées), *Echinocystis* (Cucurbitacées).

Parmi les plantes proprement volubiles à sens inconstant, il convient de faire une place à part aux frondes de certains *Lygodium*, organes dorsi-ventraux chez lesquels la polarité latérale ne saurait être comparée à celle des tiges. L'observation par DARWIN du renversement du sens chez l'*Ipomaea jucunda*, bien que souvent citée (CRIÉ), nous paraît à rejeter à priori : 1) parce que la constance du sens chez les Convolvulacées est telle et a été si souvent observée qu'il paraît invraisemblable qu'un *Ipomaea* ait, un jour, renversé son mouvement; 2) les autres tiges volubiles à sens variable n'ont réellement pas de sens privilégié, alors qu'on n'a jamais signalé de nouvelles observations de renversement chez l'*Ipomaea jucunda*; 3) Mme TRONCHET (1954 c) a montré comment il est quelquefois difficile de savoir si le sens du mouvement révolutif a changé; or, DARWIN ne

précise pas son mode d'observation et n'a probablement pas effectué les constructions géométriques qui étaient nécessaires dans ce cas particulier.

Il reste alors comme espèces à tiges volubiles de sens variable :

— le *Bowiea volubilis*, dont le mouvement peut être ainsi rapproché de celui d'une autre Liliacée dont la tige, circumnutante sans être volubile, présente (selon la règle dans ce cas) un sens variable, et sans doute aussi les *Asparagus* et *Rhipogonum*,

— le *Testudinaria silvatica*, de la famille très hétérogène, du point de vue du sens du mouvement, des Dioscoréacées, ainsi que quelques *Eudioscorea* et peut-être des *Rajania*,

— le *Mühlenbeckia*, une Polygonacée de la tribu des Coccolobées, tribu qui groupe des plantes à vrilles comme l'*Antigonon leptopus* et qui est bien distincte de celle des Polygonées dont les représentants volubiles ont toujours le sens négatif,

— probablement l'*Entada polystachya*, le *Codonopsis*, le *Campanula lanceolata*, les *Loranthus*, *Hippocratea*, le *Cassytha flava* (?), etc.

— l'*Hibbertia dentata* et le *Davilla*, de la famille des *Dilléniacées* (Pariétales) famille qui contient de nombreuses espèces grimpantes peu étudiées,

— toutes les Loasacées dont la volubilité a été étudiée,

— le *Solanum dulcamara*, qui est volubile quand il est étiolé et qui est par ailleurs voisin d'espèces grimpantes non volubiles comme le *S. jasminoides* à sens de circumnutation douteux.

Les espèces volubiles à révolution négative connue sont relativement peu nombreuses :

— trois Liliacées, parmi d'autres à révolution +
— de nombreuses Dioscoréacées,
— des Apétales : les Moracées et les Polygonées
— des Dialypétales
— parmi les Gamopétales, l'unique représentant sur l'enroulement duquel nous ayons des données, des Plombaginacées, une Verbénacée, une Acanthacée parmi d'autres à volubilité positive et toutes les Rubiales étudiées, Rubiacées ou Caprifoliacées.

Dans la mesure où les indications forcément incomplètes de notre tableau permettent de l'affirmer, l'enroulement positif est donc de beaucoup le plus répandu parmi les plantes volubiles. En dehors de quelques *Lygodium*, on l'observe :

— çà et là, chez les Monocotylédones (des Liliacées et des Dioscoréacées)
— chez les Apétales : les Aristolochiacées, les Polygonacées
— chez toutes les Dialypétales sauf quelques espèces
— chez la plupart des Gamopétales.

Nous retrouvons sensiblement les proportions signalées par Noll (1896 *in* Bietz), qui connaissait 68 genres à enroulement « sénestre », 18 à enroulement « dextre » et 10 à enroulement variable : en faisant abstraction de données qui nous paraissent douteuses (plantes à vrilles notamment) nous proposons, à titre provisoire, de porter respectivement ces chiffres à 71, 23 et 19.

IV. — MECANISME DES POLARITES LATERALES CONCLUSIONS

A) GENERALITES

Les tendances latérales morphologiques (voir chap. 14) et les tendances latérales physiologiques que nous avons passées en revue ont des origines très diverses et peu connues; d'une manière générale, nous croyons qu'il faudrait pouvoir distinguer deux cas essentiellement différents : celui où le sens de la polarité est constant ou défini par des lois précises, et celui où il est variable; ainsi, la torsion des ovaires d'Orchidées, à sens variable, apparaît comme la simple résultante de la dorsiventralité de la fleur et d'un géotropisme particulier, tandis que celle, à sens constant des feuilles d'*Alstroemeria* implique une asymétrie latérale (de nature inconnue) des éléments constitutifs de ces feuilles; de même, l'enroulement des vrilles après leur fixation, avec des inversions du sens de l'hélice, apparaît comme dû à une simple inégalité de l'allongement des diverses faces (1), tandis que la torsion des arbres lorsqu'elle se fait en sens constant est souvent considérée comme résultant à la fois d'une différence de croissance des tissus externes et profonds, et d'une asymétrie cellulaire inconnue.

Les polarités latérales qui concernent la cytologie se rapportent peut-être directement à des asymétries moléculaires. Dans le cas de la phyllotaxie elles peuvent traduire des lois du type de celles du premier espace disponible ou de la répulsion des ébauches. La torsion des valves chez les gousses de *Pisum* déhiscentes résulte de l'orientation oblique des éléments qui les constituent. La torsion des tiges volubiles dans le sens même de leur mouvement révolutif est sans doute la conséquence à la fois d'une inégalité d'accroissement comme le montrait DUTROCHET dès 1837 (cf. aussi BERTON 1949, cité chap. 14, et BAILLAUD 1952) et de la polarité qui règle la circumnutation. On pourrait évoquer aussi des exemples empruntés aux cryptogames, comme le mouvement de torsion observé chez les *Phycomyces*, qui proviendrait (voir appendice chap. 14) de la structure spiralée des membranes. Dans de nombreux cas, il est donc possible de ramener la tendance latérale d'un organe à celle de ses constituants.

B) LES VRILLES

L'observation, par J. TRONCHET, de changements de sens du mouvement lorsque la vrille est dans une des deux positions de courbure maximale de sa révolution, nous semble pleinement conforme à la théorie de l'hypercourbure de GRADMANN. En effet, selon cette théorie, la trajectoire, elliptique et à deux maxi-

(1) et peut-être, selon BORESCH, aux torsions signalées par LINSBAUER. Voir également sur la distinction entre torsions passives et actives SCHWENDENER 1881, 1898, AMBRONN 1884, KOLKWITZ 1895, MIEHE 1915, GRADMANN 1912, 1926, 1927, 1928, 1929, RAWITSCHER 1924, 1932, KONING 1933, GUTTENBERG 1934.

mums de courbure, des vrilles pourrait résulter de deux excitations perpendiculaires, l'une selon le grand axe de l'ellipse, l'autre suivant le petit axe, la première plus importante que l'autre, dont le déphasage déterminerait le sens de la révolution; il serait à priori logique de supposer que la plus faible soit plus sujette à de grandes fluctuations relatives que la plus forte, ou, en d'autres termes, qu'un changement de sens traduirait moins une variation du grand axe de l'ellipse que du petit axe.

Les hypothèses susceptibles de rendre compte du sens de la circumnutation nous paraissent donc être celle de GRADMANN pour les vrilles et certaines plantules (sens résultant d'excitations unilatérales successives, déphasées) et, pour les coléoptiles, celle d'ARNAL qui en est très voisine, non par le mécanisme invoqué mais parce qu'elle fait aussi intervenir un facteur accidentel dans la détermination du sens.

C) CIRCUMNUTATION DE TIGES NE PRESENTANT PAS DE SENS PRIVILEGIE

GRADMANN semble avoir donné des arguments sérieux en faveur de sa théorie pour les plantules étiolées et pour la tige du *Bowiea volubilis*. Il n'est pas absurde de penser que ces organes aient un mécanisme de mouvement de type comparable à celui des vrilles et il en est de même pour les tiges grimpantes (de *Passiflora*, de Cucurbitacées, etc.) animées d'une circumnutation de sens inconstant. La variabilité du sens ne saurait sans doute renseigner sur la nature même du mécanisme moteur, mais elle laisse penser que le mouvement résulte de deux composantes indépendantes l'une de l'autre, qui peuvent par exemple être orthogonales, dont l'importance relative détermine la forme de la trajectoire et dont le déphasage définit le sens de la révolution. Une légère différence de période entre les deux composantes suffirait à provoquer, de temps à autre, un renversement du sens de circumnutation.

D) LES TIGES VOLUBILES

Plusieurs hypothèses ont été formulées pour interpréter la constance du sens du mouvement révolutif de la plupart des tiges volubiles. On a d'abord pensé à attribuer à la « marche » diurne du soleil, le rôle prépondérant mais WOLLASTON (cité par I. LÉON 1858) fait remarquer qu'une même espèce devrait alors nuter dans deux sens différents de part et d'autre de l'Equateur. MOHL attribue en partie l'enroulement autour d'un support à la torsion de la tige sur elle-même : comme l'existence de cette torsion n'est pas constante dans les tiges volubiles elle ne saurait expliquer le phénomène. DUTROCHET en 1844 a présenté le problème sous une forme beaucoup plus complète en disant que le mouvement révolutif, la volubilité, la torsion (et aussi d'ailleurs la disposition spiralée des feuilles, erreur réfutée par VAN TIEGHEM 1872) dépendent d'une « même force intérieure et vitale dont l'action est révolutive autour de l'axe central de la tige » et qui imprimerait une « action motrice (...) sur les liquides organiques ». Autrement dit, DUTROCHET relie circumnutation, volubilité et torsion, ce qui est admis, depuis lors, sans discussion, mais pour la polarité latérale elle-même, il fait intervenir

une « force vitale » bien mystérieuse et de plus un véritable mouvement circulaire des liquides organiques. Cette dernière hypothèse ne semble pas avoir reçu de preuves. GOEBEL admet, lui aussi, un lien entre la circumnutation et certains caractères asymétriques des plantes mais il n'en dit guère plus (1924 pp. 277-278 : « die Schlingpflanzen (...) zirkumnutieren weil sie eine gedrehte Struktur haben ». Pour GOEBEL, toute circumnutation, tout enroulement implique une structure asymétrique, chez les tiges volubiles à sens constant bien entendu, mais aussi chez les vrilles. En effet, d'une part celles-ci ont un mouvement révolutif de sens variable mais qui n'est presque jamais plan, d'autre part, après une excitation de contact, elles s'enroulent en hélice et jamais en une spirale plane; une certaine asymétrie semble donc bien, comme le dit GOEBEL, être un des caractères les plus essentiels des organes circumnutants.

La dernière théorie proposée pour rendre compte du sens du mouvement révolutif est celle du *géotropisme latéral;* l'arrêt du mouvement sur le clinostat qui se produit souvent, suffit à certains pour attribuer à la pesanteur un rôle prépondérant. Quand on arrête le mouvement du clinostat et qu'on redresse la plante dont le mouvement révolutif a été ainsi stoppé, la circumnutation de l'apex commence à nouveau, sous l'influence de la pesanteur et sous la forme d'une courbure latérale qu'on peut qualifier de courbure géotropique latérale. C'est la « *courbure de* BARANETZKI » qui est à l'origine de la théorie du géotropisme latéral. Nous n'entrerons pas ici dans le détail de cette théorie (voir chapitre 6, § III). Les expériences de SNOW (voir chapitre 6) suivant lesquelles l'application d'auxines sur une face latérale d'un organe horizontal est suivie d'une torsion de cet organe qui amène au-dessus la face traitée, pourraient donner à la théorie du géotropisme latéral une forme physiologique moderne.

Pour notre part, nous pensons que, si même on devait un jour démontrer la fausseté de la théorie de GRADMANN chez les vrilles et chez les plantules, celles-ci sont animées par un mécanisme comparable à celui imaginé par cet auteur. Nous admettons que les vrilles, les plantules, et peut-être les tiges volubiles à sens indéterminé, sont le siège de *courbures qui ne se produisent pas anarchiquement mais selon des corrélations entre les faces diamétralement opposées* de ces organes. L'existence de ces corrélations nous paraît démontrée par la morphologie du mouvement : la trajectoire est approximativement symétrique par rapport à son centre, la vitesse croît et décroît une fois par demi-révolution. Des corrélations latérales, non polarisées, entre les génératrices voisines pourraient intervenir et avoir pour effet de régulariser la courbe de la trajectoire (1). En revanche, pour les tiges volubiles à sens de révolution déterminé, l'hypothèse d'une *corrélation latérale polarisée entre l'allongement des génératrices voisines* semble s'imposer avec évidence et on pourrait décrire le mouvement révolutif de telle ou telle espèce en disant : *une génératrice s'allonge quand celle qui est à sa gauche (ou à sa droite) vient de s'allonger* (voir chap. 12, § II D et chap. 13, § II C).

(1) Les mouvements nyctinastiques, qui sont approximativement plans, apparaîtraient alors comme un cas particulier des mouvements révolutifs à sens non défini : ceci, bien entendu, ne signifie pas que le même mécanisme physico-chimique soit en jeu.

Nous ne savons actuellement rien sur la nature même de cette corrélation. Le présent travail a l'ambition de constituer une première approche de ce problème et il y a lieu d'espérer que, malgré les difficultés auxquelles se heurte l'attaque expérimentale directe, les progrès rapides de la physiologie pourront lui apporter une solution satisfaisante.

CHAPITRE XII

LES MOUVEMENTS DE CIRCUMNUTATION COMME MANIFESTATION DE RYTHMES ENDOGENES

I. — POSITION DU PROBLEME

A) DEFINITION DES RYTHMES ENDOGENES : LEURS MANIFESTATIONS

Les rythmes endogènes (voir chap. 3), au sens où BÜNNING les entend, sont *les rythmes biologiques qui peuvent se manifester sous des conditions extérieures uniformes;* les mots « spontané », « interne », « autogène », « autonome », « endonome », employés par divers auteurs introduisent parfois des nuances importantes. Ces rythmes constituent un aspect assez général de la dynamique sinon de l'énergétique végétales. La définition donnée par BÜNNING est très large; elle est adaptée à la description de certains phénomènes physiologiques, comme le photopériodisme : il n'est que d'importance secondaire de savoir si la périodicité de la sensibilité à la lumière est induite par une excitation lumineuse ou par une alternance de jours et de nuits, ou si elle est spontanée. Mais la largeur même de cette définition est parfois une source de malentendus; aussi pensons-nous contribuer à clarifier la question en proposant de répartir les rythmes endogènes en trois catégories principales.

1) ceux que peuvent manifester des organismes intégralement développés sous des conditions uniformes (rythmes *spontanés*) dont la période ne correspond à celle d'aucun rythme écologique naturel et qui ne sauraient se synchroniser avec les rythmes des variations des facteurs du milieu; ce sont les rythmes de la circumnutation des tiges volubiles, de la différenciation des feuilles dans de nombreux cas, etc. Nous les considérons comme « autonomes ».

2) ceux qui peuvent être *régularisés* (ou même *induits*, s'ils ne sont pas spontanés) par une variation *unique* de la température ou de l'éclairement, variation qui joue un rôle comparable à l'impulsion qui met un pendule en mouvement. Les rythmes diurnes de sensibilité à la lumière sur lesquels s'appuie la théorie du photopériodisme de BÜNNING, rythmes qui, dans certains cas, s'amortissent progressivement, les mouvements rythmés (qui ne s'amortissent pas) des vrilles d'après la théorie de l'hypercourbure de GRADMANN, entrent dans cette catégorie, comme, d'une manière générale, les mouvements induits après coup de PFEFFER (Nachwirkungen, Nachschwingungen) découverts par SACHS (cf. PRINGSHEIM 1912, BLAAUW 1918, BENNET-CLARK et BALL 1951).

3) ceux qui sont induits par une variation préalable rythmée de température ou d'éclairement (de période différente de celle des fluctuations écologiques naturelles), et qui se continuent, en s'atténuant parfois, sous des conditions uniformes en conservant la période induite, quelle qu'elle soit : c'est le cas de certains rythmes de la circumnutation que F. DARWIN et PERTZ ont pu induire expérimentalement avec des périodes de leur choix; c'est également le cas, selon BÜNNING (1955) des variations d'échange de substances décrits par PIRSON (1955) chez les algues vertes (voir aussi SCHÖN 1955).

Le caractère « endogène » d'un rythme n'exclut donc pas l'intervention des facteurs externes; ainsi, par exemple, les mouvements de veille et de sommeil des feuilles peuvent être induits par les variations du milieu, mais ils sont « endogènes » s'ils se continuent sous des conditions uniformes. A fortiori, le mouvement de circumnutation des tiges volubiles est endogène même s'il n'apparaît que dans des conditions favorables de température ou d'éclairement ou si la pesanteur lui est indispensable.

Ajoutons que souvent on peut reconnaître le caractère endogène de certains rythmes sans même disposer de milieux conditionnés; nous avons pu ainsi mettre en évidence des rythmes internes de la différenciation ou de la morphogenèse, chez des plantes développées dans des conditions naturelles, en nous appuyant sur le seul fait que ces rythmes n'étaient ni diurnes ni annuels comme les variations périodiques du milieu et qu'ils étaient variables selon les parties considérées d'un même individu (BAILLAUD et COURTOT 1955 b et COURTOT et BAILLAUD 1956). Pour une tige volubile, le seul fait que la période soit d'une heure ou deux suffit à montrer l'autonomie du mouvement, et d'ailleurs si on observe simultanément, dans des conditions expérimentales identiques le mouvement de plusieurs tiges volubiles d'une même plante, on constate en général que la période n'est pas identique (cf. DARWIN 1877, p. 42), ce qui exclut à priori l'hypothèse d'un facteur externe rythmé inconnu déterminant (hypothèse qui a été formulée pour certains rythmes *diurnes*, parfois vérifiée (HULL, WENT et YAMADA 1954) et parfois démontrée fausse (GROSSENBACHER 1939) mais qui, pour les mouvements de circumnutation, semble n'avoir jamais été formulée, sinon verbalement).

B) MECANISME DES RYTHMES ENDOGENES

BÜNNING (1956 a) compare les rythmes biologiques endogènes au mouvement d'un pendule, en ce sens (nous croyons que c'est la seule signification de cette comparaison) que ces deux catégories de phénomènes peuvent n'apparaître qu'après une excitation. Cette comparaison correspond à l'intérêt beaucoup plus grand que l'auteur accorde aux rythmes endogènes susceptibles d'être régularisés par les facteurs écologiques (photopériodisme, etc...) qu'aux rythmes autonomes. Elle prête pourtant à confusion, puisque B.I.H. SCOTT (1957) n'hésite pas à la qualifier de « quite misleading », en l'appliquant à la nature même des rythmes spontanés. Précisons donc que l'analogie entre les rythmes biologiques endogènes et le rythme d'un pendule ne concerne absolument pas la nature du cycle ni d'ailleurs celle de l'impulsion (qui peut être extérieure ou intérieure à l'organisme). En effet, d'après SCOTT un rythme dont la période est supérieure à quelques secondes ne saurait être réellement pendulaire. Nous verrons que, selon BETHE, il s'agirait le plus souvent d'oscillations de relaxation. A partir du moment où il est établi que le rythme n'est pas exogène, n'est pas le simple reflet des variations du milieu externe, mais qu'il est endogène, on peut penser qu'il traduit l'existence d'un cycle de réactions, biochimiques par exemple. Pour approcher davantage la connaissance du mécanisme du phénomène, il semble que la meilleure méthode actuelle de recherche consiste à étudier les caractères du rythme, les variations histophysiques ou histochimiques qui accompagnent les diverses phases du cycle, et l'influence de certains facteurs sur le déroulement du phénomène. On est en général, actuellement, réduit à émettre des hypothèses lorsqu'on se propose de préciser davantage le mécanisme en cause (voir par exemple les travaux d'ARNAL, B.I.H. SCOTT, etc...).

C) PERIODE DU MOUVEMENT DE CIRCUMNUTATION : comparaison avec la période de mouvements rythmés, de natures diverses, des végétaux.

Les rythmes endogènes envisagés au sens large peuvent avoir une période allant de l'ordre de la minute (pulsation de vacuoles contractiles, 20 s : REIMANN 1957, force du courant cytoplasmique, 3-4 min : SEIFRIZ 1955, KAMIYA, NAKAJIMA et ABE 1957, voir aussi FREY-WYSSLING 1953) à plusieurs années (poussée foliaire du *Dioon edule* : cf. BÜNNING 1953, BAILLAUD et COURTOT 1955 a) ; des fluctuations périodiques de la viscosité du cytoplasme dans les genres *Helodea*, *Spirogyra* et *Mnium* ont une période de l'ordre de 2 à 3 h selon STÅFELT (1946) et VIRGIN (1948) ; pour BÜNNING (1956 a et b) de tels rythmes pourraient être d'un intérêt particulier pour expliquer ceux (de période comparable) des mouvements des organes circumnutants. De même ARNAL (1953 a) proposait de comparer aux mouvements révolutifs certains phénomènes électriques périodiques observés par LUND chez les coléoptiles d'*Avena* (période voisine de 3 h). Pour permettre de juger du bien-fondé de ces comparaisons, nous avons groupé, dans le tableau qui suit, les données que nous avons pu rassembler sur la période des mouvements révolutifs ou oscillants (lorsque les auteurs indiquent plusieurs périodes, nous avons choisi la plus courte, correspondant sans doute aux conditions les plus favorables).

Dans le tableau qui suit, nous employons les abréviations suivantes :

t.v. = tige volubile.

j. = jeune, f. = feuille, t.d. = tige dressée (non grimpante mais animée d'un mouvement révolutif), t.g. = tige non volubile, mais animée d'une circumnutation, d'une plante grimpant par des vrilles). D. 1877 et D. 1882 : renvois aux éditions françaises des « *mouvements et habitudes des plantes grimpantes* » et de « *la faculté motrice...* » de DARWIN.

L'ordre adopté est approximativement celui du *Syllabus der Pflanzenfamilien* d'ENGLER. Les parrains des noms spécifiques n'étant généralement pas indiqués par les auteurs, nous ne les mentionnons pas; leur recherche après coup ne saurait ajouter aux déterminations qu'un supplément illusoire de précision. Nous avons volontairement omis dans cette énumération, la longue liste des rythmes endogènes diurnes, de période voisine de 24 h.

40 s env.	*Oscillaria* sp. D. 1882
20 min	*Spirogyra* sp. OLTMANNS (1892)
8 h env.	*Lunularia vulgaris* D. 1882
1 h 20 min env.	*Nephrodium molle*, jeune fronde, D. 1882
25 s	*Asplenium trichomanes*, pinnules, FRITZSCHE (1899) (cf. aussi LOOMIS et A. GRAY 1880)
8 h	*Lygodium articulatum*, fronde volubile, D. 1877
5 h 32 min	*L. scandens*, id.
3 h 50 min	*L. japonicum* (28°C), BAILLAUD
2 h env.	*Marsilea quadrifolia*, f., D. 1882
5 h 40 min env.?	*Selaginella krausii* (?) jeune tige, D. 1882
14 h 40 min env.	*Cycas pectinata*, 1re feuille, D. 1882
12 h env.	*Pinus pinaster*, hypocotyle, D. 1882
2 h 30 min	*Alisma plantago*, F. MÜLLER (1870)

4 h	env.	*Zea mays*, coléoptile, D. 1882
2 h	env.?	*Phalaris canariensis*, coléoptile, D. 1882
	15 min	*P. canariensis*, plantules : rythmes induits expérimentalement par des excitations lumineuses, F. DARWIN et D. PERTZ (1903)
	30 min	id.
1 h	env.	*Avena sativa*, coléoptile, D. 1882
3 h	env.	*Triticum*, coléoptile, ARNAL (1953)
	8 min env.	*Pennisetum clandestinum*, filet staminal. DE CUGNAC et OBATON (1941) (voir DE CUGNAC 1956)
12 h	env.	*Strephium floribundum*, f., D. 1882
16 h	env.	*Cyperus alternifolius*, jeune tige, D. 1882
3 h		*Gloriosa plantii*, t.g., D. 1877
3 h	20 min	*Bulbine annua*, 1re feuille, Y. COURTOT (1956)
2 h	40 min	*Bowiea volubilis*, t.v., (20°C) BAILLAUD
4 h	35 min env.?	*Allium cepa*, 1re feuille (ou cotylédon?) D. 1882
4 h	env.	*Asparagus officinalis* (plumule) D. 1882
2 h		*A. plumosus*, tige, NEWCOMBE (1914)
5 h		*A.* sp., t.v., D. 1877
2 h	21 min	*Ruscus androgynus*, t.v., D. 1877
8 h	15 min	*Lapageria rosea*, t.v., D. 1877
1 h	30 min	*Eustrephus latifolius*, t.v., BAILLAUD
1 h	45 min	*Dioscorea batatas*, t.v., BAILLAUD (1952)
2 h	28 min	*D. sativa* ? (25°C), BAILLAUD
2 h	30 min	*Tamus communis*, t.v., D. 1877
2 h	35 min	*T. communis*, t.v. fasciée, BAILLAUD
16 h	env.	*Canna warscewiezii*, plumule, D. 1882
12 h	env.	*Corylus avellana*, t.d., D. 1882
8 h	env.	*Quercus* sp., j.t.d., D. 1882
1 h	5 min	*Humulus lupulus*, t.v., SIMONS (1898)
5 h		*Aristolochia gigas*, t.v., D. 1877
1 h	30 min	*Polygonum baldschuanicum*, t.v., BAILLAUD
2 h		*P. convolvulus*, t.v., NOLL (1885)
2 h		*P. dumetorum*, t.v., NOLL (1885)
1 h	40 min	*P. Fagopyrum*, t.d. étiolée, GRADMANN (1926)
3 h	30 min env.	*Beta vulgaris*, hypocotyle, D. 1882
26 h		*Ceratophyllum demersum*, t. aquatique, RODIER (1877)
5 h	30 min	*Clematis calycina*, t.g., D. 1877
3 h	45 min env.	*C. flammula*, t.g., D. 1877
3 h	40 min	*C. glandulosa*, t.g., D. 1877
1 h	46 min env.	*C. microphylla* var. *leptophylla*, t.g., D. 1877
4 h	20 min	*C. montana*, t.g., D. 1877
3 h	11 min	*C. sieboldii*, t.g., D. 1877
2 h	40 min	*C. viticella* var. *venosa*, t.g., D. 1877
1 h	30 min	*Akebia quinata*, t.v., D. 1877
5 h	5 min	*Stephania rotunda*, t.v., D. 1877
4 h	30 min env.	*Cassytha dwers*, j.t.v., MIRANDE 1905
1 h	53 min env.	*Dicentra thalictrifolia*, t.g., D. 1877
18 h	30 min	*Sphoerostema* (*Schizandra*) *marmoratum*, t.v., D. 1877
1 h	36 min	*Adlumia cirrhosa*, t.g., D. 1877
2 h	env.	*Corydalis claviculata*, vrille, D. 1877
3 h	env.?	*Fumaria officinalis*, t.g., D. 1877
6 h	30 min	*Iberis umbellata*, jeune t.d., D. 1882
	30 min	*Sinapis*, plantule (rythme induit artificiellement : F. DARWIN et PERTZ 1903)
3 h	4 min	*Brassica oleracea*, hypocotyle, D. 1882
13 h	env.?	*Sarracenia purpurea*, j.t.d., D. 1882

2 h	*Dionaea muscipula*, j.f., D. 1882
12 h env.	*Drosera rotundifolia*, id., D. 1882
2 h 10 min env.	*Cotyledon umbilicus*, stolon, D. 1882
5 h env.	*Saxifraga sarmentosa*, id., D. 1882
2 h env.	*Deutzia gracilis*, t.d., D. 1882
11 h 30 min env.	*Rubus idoeus* x *R.* sp., tige, D. 1882
4 h 25 min	*Sollya drummondii*, t.v., D. 1877
3 h 12 min env.	*Fragaria* sp. (Hort.), stolon, D. 1882
1 h 48 min env.	*Cassia tora*, cotylédons, D. 1882
3 h env.	*Mimosa pudica*, t.d., D. 1882
22 min env.	*idem*, pétiole, période variable avec l'âge, D. 1882
1 h 35 min env.	*Lupinus speciosus*, f., D. 1882
2 h 20 min	*Trifolium resupinatum*, t.d., D. 1882
9 h env.	*T. subterraneum*, t.d., florifère, D. 1882
3 h 30 min	*Id.*, foliole, D. 1882
2 h	*Wistaria chinensis*, t.v., SIMONS (1898)
8 h 30 min env.	*Arachis hypogea*, gynophore, D. 1882
4 h 50 min	*Id.*, foliole, D. 1882
50 s	*Desmodium gyrans*, folioles, à 36°C, HOSSEUS (1903)
4 min env.	*Eleiotis sororia*, folioles, à 28°C, SAXTON *in* STILES
2 h 30 min env.	*Vicia sativa*, tige étiolée, excitée par éclairement unilatéral, GRADMANN (1926)
2 h 30 min env.	*Lathyrus aphaca*, t.g., D. 1877
12 h	*L. nissofolia*, j.t.d., D. 1882
1 h 20 min	*L. tingitanus*, vrille, A. QUANTIN (1950)
1 h 9 min	*Pisum arvense*, vrille, A. QUANTIN (1952)
1 h 20 min	*P. sativum*, t.g., à 24°, DUTROCHET
3 h env.?	*Erythrina crista galli*, folioles, D. 1882
6 h env.?	*E. Caffra*, id.
2 h env.?	*E. corallodendron* id.
1 h 20 min	*Phaseolus multiflorus*, t.v., (20°C), BAILLAUD
1 h 3 min	*P. vulgaris*, t.v., SIMONS (1898)
1 h 55 min	*Nissolia fruticosa*, t.v., BAILLAUD
12 h env.	*Amphicarpoea monoica*, t.d.?, D. 1882
20 h	*Pelargonium zonale*, t.d., D. 1882
16 h env.?	*Oxalis acetosella*, pédoncule floral, D. 1882
1 h	*O. acetosella*, pétiole, à l'obscurité, PFEFFER (1885)
6 h env.	*O. carnosa*, t.d., florifère, D. 1882
2 h 30 min env.	*O. rosea*, cotylédons, D. 1882
2 h 32 min env.	*O. valdiviana*, id., D. 1882
4 min	*Averrhoa bilimbi*, folioles, période variable avec la température, D. 1882
1 h 47 min env.	*Tropaeolum azureum*, t.g., D. 1877
3 h	*T. elegans*, t.g., D. 1877
1 h 15 min	*T. majus*, t.g. étiolée, NOLL (1885)
6 h ?	id., t.g. D., 1882
28 min env.?	*T. majus*, j. épicotyle, D. 1877
1 h 46 min env.	*T. pentaphyllum*, t.g., D. 1877
1 h 48 min	*T. peregrinum*, t.g., D. 1877
1 h 23 min env.	*T. tricolorum* var. *grandiflorum*, t.g. D., 1877
4 h env.	*T. tuberosum*, t.g., D. 1877
10 h	*Thryallis brachystachis*, t.v., D. 1877
3 h 12 min	*Cardiospermun halicacabum*, t.g., D. 1877
4 h	*Vitis vinifera*, t.g., D. 1877
3 h 30 min	*Cissus antarcticus*, vrilles, D. 1877
4 h 30 min	*C. discolor*, vrilles, D. 1877
4 h env.	*Gossypium* sp., hypocotyle, D. 1882
7 h	*Hibbertia dentata*, D. 1877

12 h env.?	*Camelia japonica*, j.f., D. 1882
1 h 28 min (moy.)	*Passiflora* sp., A. QUANTIN (1952)
1 h 1 min env.	*P. gracilis*, vrille, D. 1877
2 h 40 min	*P. punctata*, vrille, D. 1877
2 h 22 min	*P. quadrangularis*, vrille, D. 1877
38 min	*P. sicyoides*, vrilles, D. 1877, d'après A. GRAY
1 h 41 min	*Loasa aurantiaca*, t.v., D. 1877
1 h 17 min	*Scyphantus elegans* (*Grammatocarpus volubilis*) t.v., D. 1877
5 h 40 min	*Opuntia basilaris*, hypocotyle, D. 1882
2 h env.	*Cereus speciosissimus*, hort., t.d., D. 1882
2 h 20 min	*Combretum argenteum*, t.v., D. 1877
2 h 20 min	*C. purpureum*, t.v., D. 1877
2 h 30 min env.?	*Eucalyptus resinifera*, j.f., D. 1882
4 h env.	*Aegopodium*, rhizome, BENNET-CLARK et BALL
12 h 15 min env.	*Cyclamen persicum*, cotylédon, D. 1882
3 h 33 min env.	*Plumbago rosea*, t.v., D. 1877
7 h 15 min env.	*Jasminum pauciflorum*, t.v., D. 1877
8 h	*Dipladenia crassinoda*, t.v., D. 1877
8 h	*D. urophylla*, t.v., D. 1877
2 h 28 min	*Mandevillea suaveolens*, t.v., Y. COURTOT (1953)
6 h 40 min	*Stephanotis floribunda*, t.v., D. 1877
16 h	*Hoya carnosa*, t.v., D. 1877
5 h 15 min	*Ceropegia gardnerii*, t.v., D. 1877
9 h	*Convolvulus arvensis*, t.v., 17-18°C, DUTROCHET (1844)
1 h 15 min	*C. sepium*, t.v. A. et J. TRONCHET (1946)
1 h 42 min	id. var. hort. : D. 1877
2 h 32 min	*Ipomaea coerulea* (ou *Pharbitis nil*), cotylédons, D. 1882
3 h 10 min	*I. hederacea*, t.v., BAILLAUD
2 h 40 min	*I. hederifolia*, t.v. (25°C), BAILLAUD
5 h 20 min	*I. jucunda*, t.v., D. 1877
2 h 42 min	*I. purpurea*, t.v., D. 1877
1 h 50 min	*I. quamoclit*, t.v. (25°C), BAILLAUD
2 h 15 min env.	*Rivea* (*Argyreia*) *tiliaefolia*, t.v., D. 1877
1 h 15 min	*Cuscuta europaea*, t.v. à 17°, DUTROCHET (1844)
50 min	*C. gronovii*, t.v., J. TRONCHET (1953)
1 h	*C. odorata*, t.v., à 30°, BAILLAUD (1953)
2 h 45 min env.?	*Cerinthe major*, hypocotyle, D. 1882
4 h env.	*Verbena melindres* ?, t.d., D. 1882
3 h	*Clerodendron thomsonii*, t.v., D. 1877
3 h 15 min	*Solanum dulcamara*, t.v., à 19°-20, DUTROCHET (1844)
3 h 26 min	*S. jasminoides*, t.g., D. 1877
2 h 20 min	*S. lycopersicum*, hypocotyle, D. 1882
12 h env.	*S. palinacanthum*, D. 1882
3 h 17 min	*Maurandia barclayana*, t.g., D. 1877
1 h 46 min	*M. semperflorens*, t.g., D. 1877
3 h 15 min	*Lophospermum scandens* var *purpureum*, t.g., D. 1877
26 h 30 min	*Adhatoda cydoniaefolia*, t.v., D. 1877
6 h 18 min	*Maneitia bicolor* (= *M. luteo-rubra*) t.v., D. 1877
6 h 8 min	*Lecontea* sp., t.v., D. 1877
1 h 45 min	*Lonicera brachypoda*, t.v., SIMONS (1898)
3 h 15 min	*L. periclymenum*, t.v., DUTROCHET (1844)
40 min	*Melothria scabra*, vrille à 27°, E. CRINQUAND, inédit.
1 h 45 min	*Cucumis sativus*, vrille, DUTROLHET 1843
45 min	*Momordica balsamina*, vrille à 27°, E. CRINQUAND, inédit
50 min	*Bryonia alba*, vrille à 25°, id.
45 min	*B. dioica*, vrille, A. et J. TRONCHET (1946)
1 h	*Lagenaria vulgaris*, vrille, BAILLAUD

3 h 13 min	*Cucurbita aurantia*, cotylédons, D. 1882
2 h 40 min	*C. ovifera*, hypocotyle, D. 1882
51 min	*Sicyos angulatus*, vrille, GRADMANN (1929)
50 min	*Cyclanthera explodens*, vrille, BAILLAUD (1950)
42 min	*C. pedata*, vrille bifurquée, A. et J. TRONCHET (1947 et 1950)
41 min	*Bryonopsis laciniosa*, vrille à 27°6, E. CRINQUAND
40 min	*Echinocystis lobata*, vrille à 26°C, id. (inédit)
1 h 40 min	*E. lobata*, t.g. et vrille, D. 1877
2 h 8 min	*Zanonia indica*, t.g. et vrille, D. 1877
1 min 25 s	*Stylidium adnatum*, gynostème, à 35°C, HOSSEUS (1903)
2 h 23 min	*Mikania scandens*, t.v., D. 1877
3 h env.	*Helianthus annuus*, FRITZSCHE
2 h 35 min	*H. globulus*, plantule BLAAUW (1915)
1 h 38 min	*Muïsia clematis*, t.g., D. 1877

Ces nombres sont établis d'après des observations de valeur inégale; bien des mesures manquent sans doute de précision et pour la plupart on ignore si elles ont été effectuées dans des conditions optimales. On est pourtant frappé d'une certaine homogénéité dans la période de tous ces rythmes à période « courte ». Si on met à part les périodes de l'ordre de la minute des Oscillaires, de l'*Asplenium trichomanes*, du *Desmodium gyrans*, du *Stylidium adnatum* etc..., et les périodes induites artificiellement, de 15 ou 30 min obtenues par F. DARWIN et D. PERTZ, et si on répartit les phénomènes d'après leur période, on en trouve

13	de période inférieure à	1 h
41	de période supérieure ou égale à 1	et inférieure à 2 h
39	2	3
27	3	4
14	4	5
9	5	6
7	6	7
et 32	7	27

Plus de la moitié de ces phénomènes ont donc une période comprise entre 1 et 4 h. La proportion serait plus grande encore si nous n'avions tenu compte ici que des mouvements des plantes grimpantes. En effet, la plupart des mouvements de période supérieure à 11 h concernent des plantes à tige dressée.

Enfin, cette confrontation des périodes suivant l'ordre systématique montre une analogie entre certaines plantes voisines : coléoptiles DES graminées, tiges (volubiles ou non) DES *Polygonum*, tige grimpante DES *Clematis*, vrilles et tiges grimpantes ou volubiles DES Légumineuses, tiges grimpantes DES *Tropaeolum*, vrilles DES *Passiflora*, tiges DES Convolvulacées (plus lentes que celles DES *Cuscuta*), tiges grimpantes DES *Bignonia*, vrilles DES Cucurbitacées, etc... Les mouvements les plus rapides pour les tiges volubiles semblent être ceux des *Cuscuta :* 50 min (J. TRONCHET) et pour les *vrilles* ceux des *Passiflora* (38 min : A. GRAY) et de certaines Cucurbitacées (40 min : E. CRINQUAND) ; parmi les mouvements les plus lents on pourrait citer ceux de la tige volubile de l'*Adhatoda cydoniaefolia* (26 h 30) mais nous ne savons pas dans quelles conditions était observée cette plante et si la lenteur de son mouvement n'était pas liée à la température, à l'âge de la plante, etc...

II. — REMARQUES SUR LE RYTHME DE L'ALLONGEMENT D'UNE GENERATRICE

A) INTRODUCTION

Nous avons vu plus haut que les mouvements révolutifs des tiges volubiles ont sans aucun doute une périodicité autonome; nous avons précisé (1952) *le caractère rythmé de l'allongement* de chaque génératrice, notion reprise par ARNAL (1953) et par BÜNNING (1956 a); nous avons montré que le mouvement révolutif doit pouvoir se ramener, en première approximation, d'une part à ce rythme, pour chaque génératrice, d'autre part aux corrélations des phases de ce rythme entre les diverses zones de la tige (ce qui est évidemment valable pour tous les types de mouvements périodiques).

B) ELABORATION D'UN SCHEMA THEORIQUE

Il est malheureusement difficile de décrire avec rigueur les variations de l'allongement d'une génératrice isolée de la tige volubile au cours des révolutions successives. On peut tenter d'en élaborer un schéma théorique, valable pour un cas moyen comportant une courbure voisine par exemple de 45°.

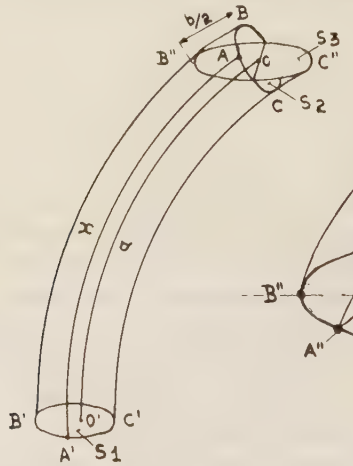


FIG. 60

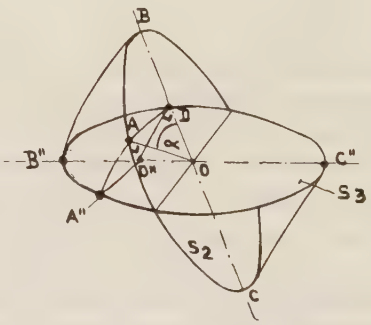


FIG. 61

Supposons que la tige ne subisse pas de torsion sur son axe pendant son mouvement libre d'exploration et qu'elle soit courbée dans un plan; ne cherchons à rendre compte que des variations effectives de la longueur des diverses zones (sans essayer de distinguer la croissance active et l'élongation qui pourrait être due à la simple tension mécanique des zones voisines). Admettons enfin, ce qui est en général, approximativement, le cas, que la tige soit de section circulaire.

Considérons la partie courbée active d'une tige volubile dont nous assimilerons approximativement la courbure à celle d'un arc de cercle; soient deux sections S_1 et S_2 orthogonales à la tige, l'une à la base de la courbure, l'autre à son sommet (fig. 60); par le centre O de S_2 traçons la section S_3 parallèle à S_1; S_2 et S_3 ont un diamètre commun passant par les faces latérales de la tige. Soit O' le centre de S_1 et posons OO' a. Considérons l'arc x AA' d'une génératrice quelconque compris entre les deux sections S_1 et S_2. Soient BB' l'arc de génératrice le plus long (convexe) et CC' l'arc le plus court (concave) compris entre ces deux sections. Posons AOB α. Suivant la valeur de α, x varie entre BB' et CC'; posons BB' — CC' b; la longueur de x vaut par exemple (en admettant l'égalité des arcs qui séparent S_2 et S_3 sur les faces opposées BB' et CC') :

x = a pour les 2 faces latérales ($\alpha = + \text{ ou } - \pi/2$)
x = a + b/2 pour la face convexe ($\alpha = 0$)
x = a — b/2 pour la face concave ($\alpha = \pi$)

Essayons de calculer x pour les valeurs de α intermédiaires entre les précédentes, c'est-à-dire pour les génératrices autres que les quatre envisagées ci-dessus. On peut dans tous les cas (fig. 61) considérer x comme la somme de deux arcs, l'un compris entre S_1 et S_3, l'autre entre S_3 et S_2; l'arc compris entre S_1 et S_3 est approximativement égal à a; celui compris entre S_3 et S_2 est fonction de α; soient A'' l'intersection de AA' et de S_3, DD'' la projection de AA'' sur le plan de symétrie vertical de la figure, B'' l'intersection de BB' et de S_3; on a approximativement :

$$\frac{DD''}{BB''} = \frac{OD}{OB} = \cos\alpha$$

$$\text{et } DD'' = BB'' \cos\alpha$$

$$\text{comme } AA'' = DD'' \text{ et que } BB'' = \frac{b}{2}, \text{ on a } AA'' = \frac{b}{2}\cos\alpha,$$

$$\text{ce qui donne : } x = a + \frac{b}{2}\cos\alpha$$

Pour une valeur quelconque de α on a donc, à un instant donné pris comme temps origine :

$$(1)\quad x = a_0 + \frac{b}{2}\cos\alpha$$

Dans le temps, l'axe s'allonge et varie par exemple suivant la formule *approchée* (sur laquelle nous reviendrons) :

$$a = a_0 + ct$$

Après un intervalle de temps t, la génératrice x s'est déplacée d'un angle ωt et se situe à un angle $\alpha + \omega t$ de la génératrice la plus longue; elle mesure

$$(2)\quad x = a_0 + ct + \frac{b}{2}\cos(\alpha + \omega t)$$

Considérons le cas de la génératrice qui, au temps initial, était la plus longue ($\alpha = 0$) ; on a

$$(3)\quad x = a_0 + ct + \frac{b}{2}\cos \omega t \quad \text{(fig. 62)}$$

Cette quantité vaut bien $a + \frac{b}{2}$ au temps initial $t = 0$. Si T est la période, au temps $t = \frac{T}{2}$, c'est-à-dire après une demi-révolution, x devient la génératrice la plus courte;

On a alors :

$$x = a_0 + c\frac{T}{2} - \frac{b}{2}$$

et au temps $t = T$, après une période,

$$x = a_0 + cT + \frac{b}{2}$$

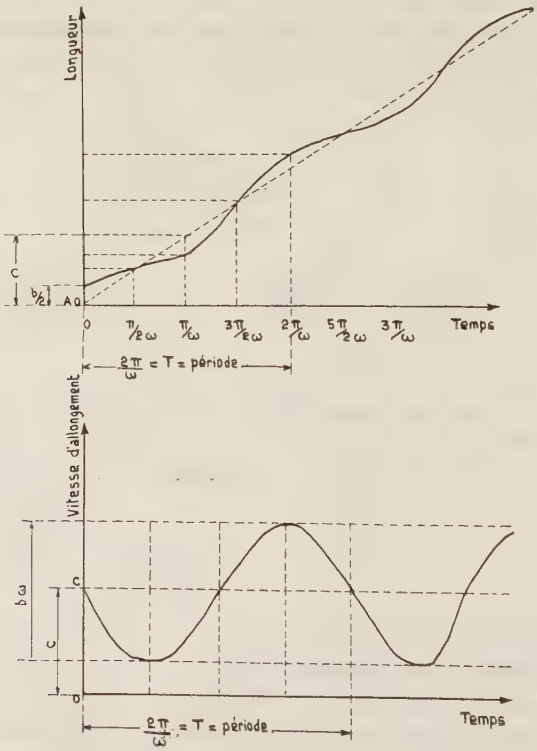


FIG. 62 (en haut) : variations de la longueur d'une génératrice au cours du mouvement révolutif, calculées d'après la formule établie dans le texte.

FIG. 63 (en bas) : variations de la vitesse d'allongement d'une génératrice pendant la circumnutation, calculée de la même manière.

De (3) nous tirons la vitesse x' de l'allongement de x

$$x' = c - \frac{b\omega}{2} \sin\omega t \quad \text{(fig. 63)}$$

Dans la mesure où c, b et ω seraient constants, comme nous l'avons supposé, la valeur minimale de x' a lieu approximativement lorsque $\sin\omega t$ est à son maximum, c'est-à-dire lorsque ωt vaut $\frac{\pi}{2}$; elle vaut $x' = c - \frac{b\omega}{2}$. En d'autres termes, la *vitesse de croissance d'une génératrice est minimale lorsque celle-ci est latérale, à égale distance entre les faces convexe et concave, du côté qui va devenir concave;* par un raisonnement semblable, on *trouve que la vitesse est maximale* ($x' = c + b\frac{\omega}{2}$) sur la *génératrice opposée* qui va devenir la plus longue (1).

Quant à la différence entre ces deux vitesses extrêmes de croissance, elle est de

$$c + \frac{b\omega}{2} - \left(c - \frac{b\omega}{2}\right) = b\omega$$

Sur les faces concave et convexe, la vitesse de croissance est intermédiaire et égale à c, c'est-à-dire à la vitesse de croissance de l'axe.

Dans le cas particulier où la vitesse minimale de croissance $\left(c - \frac{b\omega}{2}\right)$ serait nulle, on aurait $c = \frac{b\omega}{2}$ et les valeurs caractéristiques de cette vitesse seraient :

face convexe $x' = c$
face latérale qui va devenir concave $x' = 0$
face concave $x' = c$
face latérale qui va devenir convexe $x' = b$

Ces résultats, malgré les conventions admises au début du raisonnement, donnent une idée des variations périodiques autonomes de la vitesse de croissance d'une génératrice d'une tige volubile, au cours de son mouvement de circumnutation.

C) DISCUSSION DES CONSIDERATIONS THEORIQUES PRECEDENTES

Avant d'admettre ces résultats approchés il convient de chercher dans quelles mesures sont arbitraires les conventions proposées au début du raisonnement.

---

(1) Par un raisonnement similaire, H.C. Koning a pu aboutir au même résultat, avec une formule erronée équivalant à

$$x' = -\frac{b\omega}{2} \sin\omega t$$

en admettant *implicitement* la constance de b et la *nullité de c;* une telle conception rend impossible toute discussion des résultats, malgré l'intérêt qu'ils peuvent présenter.

1) la torsion de la tige autour de son axe au cours du mouvement libre est un phénomène assez fréquent. Elle ne fausse pas les calculs parce qu'elle est généralement constante dans la région mobile d'un rameau donné.

2) le gauchissement de la tige (courbure non plane) est fréquent (voir chapitre 6) ; il a pour effet qu'une même génératrice peut être convexe au sommet de la tige et latérale un peu plus bas : dans ce cas, il est clair que chaque région de cette génératrice n'est pas à la même phase des variations périodiques de la vitesse de croissance.

3) nous avons supposé la tige de section circulaire pour simplifier la démonstration à laquelle il conviendrait d'apporter des corrections appropriées dans le cas de sections non circulaires.

4) *nous avons renoncé à distinguer la croissance active de celle qui pourrait résulter d'une tension des tissus voisins*, et nous avons considéré seulement les variations globales de longueur de chaque génératrice.

5) nous avons supposé la constance de certaines grandeurs : T, la période et b, la différence d'élongation entre les deux faces extrêmes, ce qui est sensiblement conforme à la réalité; *il n'en est pas de même du facteur c, vitesse d'élongation de l'axe de la tige, que nous ne connaissons pas*, ni surtout de la vitesse angulaire qui varie périodiquement.

Si nous avions posé $c = f(t)$ et $\omega = \varphi(t)$ nous aurions obtenu :

$$x' = f(t) - \frac{b \times \varphi(t)}{2} \sin \varphi\ (t).t$$

Orientons par exemple la section de la tige en plaçant au-dessus (fig. 64) la région A qui est en effet la plus haute où le maximum d'élongation se déplace le plus rapidement (ω maximal) ; nous savons que les valeurs de ω décroissent

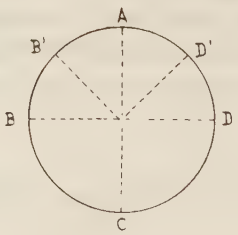


Fig. 64

sensiblement de la même manière de part et d'autre de A (en B et D) et que ω est minimal en C. Considérons les variations de vitesse de croissance de la génératrice initialement située en A. Nous sommes obligé de faire abstraction des variations inconnues de f(t) ; les valeurs extrêmes de x' coïncident alors avec celles de φ (t) sin φ (t).t. Celles-ci ne correspondent alors plus exactement aux génératrices B et D : comme φ (t) varie souvent dans le rapport de 1 à 4 entre les positions A et C, ces variations sont, en fait, loin d'être négligeables et rap-

prochent de A les valeurs extrêmes de la vitesse d'allongement qui prennent alors par exemple les positions B' et D' au lieu de B et D (1).

D) SCHEMAS D'INTERPRETATIONS

Le mécanisme du rythme de l'élongation pour une face donnée d'une tige volubile n'est pas éclairci. Il semble, de toute façon, devoir entrer dans le cadre général des cycles énergétiques décrits par BETHE (1948) (2) : accumulation lente et continue d'une énergie qui est périodiquement consommée, par exemple chaque fois qu'elle atteint un certain seuil, par le déclenchement d'un phénomène rythmé. Etant donnée la régularité de la circumnutation, nous pouvons admettre que les mêmes conditions physico-chimiques se présentent à chaque période et il est vraisemblable qu'une lente accumulation d'énergie s'effectue pendant la circumnutation sur les faces qui viennent de s'accroître, jusqu'à ce qu'un certain taux soit atteint, quand se déclenche un nouveau maximum d'allongement; cette brusque croissance absorberait l'énergie disponible mais serait suivie d'une nouvelle accumulation d'énergie; ce schéma de mécanisme, qui ramène le type de croissance des tiges volubiles à un système d'oscillations de relaxation, a été partiellement adopté (du point de vue chimique et non pas énergétique) pour les coléoptiles de *Triticum* par C. ARNAL (1953 b). Cet auteur admet l'existence d'un régime de relaxation entre deux phénomènes auxiniques, l'arrivée du précurseur et sa transformation en auxines impliquant une périodicité dans la conversion des précurseurs en auxines et dans l'inactivation des auxines. Cette hypothèse auxinique d'ARNAL a été objectivement relatée en 1954 par A. TRONCHET qui, sans prendre de position à son égard, faisait quelques réserves pour les vrilles et les tiges volubiles; elle manquerait encore de véritable preuve expérimentale d'après BÜNNING (1956 b et c).

A propos de la théorie d'ARNAL citons les dosages d'auxines actives libres (extractibles) par SALAGEANU sur les différentes faces d'une tige volubile; cet auteur a constaté une teneur maximale à la face inférieure (concave) et minimale à la face supérieure (convexe), tandis que les faces latérales auraient une teneur intermédiaire en auxines libres (un peu plus forte à la face qui vient d'être inférieure qu'à la face opposée). SALAGEANU a également observé un maximum de teneur en auxines libres à la face inférieure de tiges volubiles enroulées immobiles : il attribue ce phénomène à la pesanteur. Il est porté à attribuer également à la pesanteur la répartition des auxines dans la région circumnutante; le maximum de la face inférieure s'interprète ainsi très facilement, de même que le minimum de la face supérieure; quant aux faces latérales, il apparaît normal que celle qui vient d'être concave, inférieure, qui vient d'avoir la plus haute teneur en auxines, soit plus riche en ces substances que la face opposée. La répartition

(1) Les positions données arbitrairement à B' et D' (fig. 64) sont justifiées par les considérations suivantes. Le produit de la longueur de l'arc AD' par la vitesse angulaire moyenne dans cet arc est égal au produit de la longueur de l'arc CD' par la vitesse angulaire moyenne dans ce même arc : comme la vitesse angulaire moyenne est plus grande au voisinage de A que de C, il s'ensuit que D' est plus proche de A que de C.

(2) Après VAN DER POL.

des auxines libres pourrait ainsi être une *conséquence* de la circumnutation. Cependant le maximum de concentration en auxines libres a lieu sur une face qui, après un quart de révolution, subira le maximum de vitesse d'allongement et ce même décalage se retrouve pour la face opposée, à teneur minimale en auxines libres, qui va être affectée du minimum de vitesse de croissance. Dans ces conditions, puisque les variations de la teneur en auxines libres actives semblent être *suivies* des variations de la vitesse d'élongation qui paraissent être la cause immédiate de la circumnutation, on n'a pas de raison d'exclure l'hypothèse d'un déterminisme de la répartition du taux de croissance *par* la répartition des auxines. De ces remarques, il résulte qu'une relation existe peut-être entre le rythme de la croissance d'une zone donnée et un rythme de variation dans les concentrations en auxines. Il risque cependant d'être difficile de savoir si le rythme des variations des auxines est spontané (lié à un mécanisme interne inconnu) et détermine celui de l'élongation ou s'il résulte au contraire de la position successivement supérieure, latérale, inférieure, latérale... de la zone considérée.

L'hypothèse hormonale du mouvement révolutif pourrait supposer un transfert de substances actives et impliquer par exemple l'arrêt du mouvement après la décapitation; quelques expériences de décapitation ayant été suivies de l'arrêt du mouvement, nous avons nous-même (1952) pensé à une telle hypothèse; mais des expériences plus nombreuses que A. TRONCHET (1954) a bien voulu mentionner, nous ont montré que la circumnutation persiste souvent après l'ablation complète de toute la partie supérieure des tiges volubiles, jusqu'à la zone motrice exclusivement; ces derniers résultats sont en conformité avec ceux de GRADMANN, dont toutes les observations portent sur des vrilles décapitées. Cependant, même sans transport de substances actives, c'est-à-dire sans mécanisme « hormonal » proprement dit, il n'y a pas de raison de penser à priori que les auxines ne soient pas en cause dans le mouvement de circumnutation : il n'est pas exclu qu'il puisse s'en former sur place dans la région motrice.

Il nous semble plus important d'insister sur le fait que la simple adoption de l'hypothèse d'un cycle de relaxation chimique comme celui d'ARNAL ou d'un cycle énergétique plus général, comme celui de BETHE, conduirait à admettre que des coléoptiles parfaitement symétriques auraient une « croissance rectiligne pulsatoire »; ARNAL, pour expliquer que cette croissance pulsatoire se traduise par un mouvement de circumnutation, est obligé d'invoquer l'hypothèse d'une légère dissymétrie initiale de l'organe, c'est-à-dire d'adopter en partie, implicitement (du moins dans ses postulats), la théorie de l'hypercourbure de GRADMANN. Or, cette hypothèse n'est logiquement applicable qu'à des organes qui n'ont pas de sens privilégié de révolution (c'est-à-dire aux vrilles et non, en général, aux tiges volubiles). Mais surtout la théorie de l'hypercourbure, selon laquelle la courbure d'une face excite la face opposée de la vrille et entraîne une courbure en sens inverse, permet de rendre compte de la constance de l'amplitude chez des organes semblables d'une même espèce, ce que l'hypothèse d'ARNAL ne saurait faire.

Nous sommes donc conduit à admettre que l'allongement d'une génératrice donnée est bien pulsatoire, et peut-être soumis à un mécanisme du type de celui

de BETHE (ou même de celui d'ARNAL), mais que, chez les vrilles et les tiges volubiles, ce mécanisme est essentiellement accompagné d'une corrélation entre les faces opposées de l'organe (corrélation impliquée par la relative constance de l'amplitude et qui pourrait ne déterminer que la différence d'élongation entre les faces opposées) et, surtout chez les tiges volubiles à sens de révolution invariable, par une corrélation latérale polarisée entre les génératrices voisines.

En dehors de toute hypothèse sur la nature chimique du cycle de l'allongement, nous proposons donc le schéma de mécanisme suivant pour les tiges en cours de nutation : Supposons que le maximum d'élongation vienne d'affecter (1) la génératrice A et se propage vers B (fig. 65) ; en A, un facteur ou un système actif inconnu X progressivement consommé au cours de la phase d'élongation est maintenant à son minimum; il va graduellement augmenter en quantité pendant toute la période, de même qu'il continue d'augmenter en C, D, E... Y, Z; quand B a fini de s'allonger, la quantité de X s'y trouve à son tour minimale

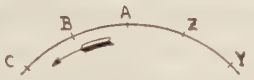


FIG. 65

mais elle est maximale dans la génératrice C qui va s'allonger à son tour, le seuil d'activité y étant atteint. Cette génératrice se trouve alors avoir une différence maximale de teneur en X avec B qui est sur son côté gauche dans l'exemple considéré : alors se déclenche l'élongation de C qui absorbe X. C'est ensuite D qui, ayant le maximum de différence de teneur en X avec sa génératrice de gauche, s'allonge à son tour et ainsi de suite. Le mouvement serait ainsi la résultante d'un phénomène rythmé pour chaque génératrice et d'une réaction polarisée latéralement (dans le sens dextre ou senestre suivant l'espèce considérée), réaction s'établissant entre la génératrice qui vient de s'allonger et celle qui va s'allonger. Ce schéma d'interprétation, sans faire appel à une hypothèse précise sur le mécanisme du mouvement, nous paraît délimiter nettement le cadre dans lequel pourrait être établie une théorie explicative de la nutation révolutive considérée comme un phénomène autonome.

Selon notre interprétation, on pourrait rendre compte des autres caractéristiques du mouvement révolutif de la façon suivante :

— *l'initiation du mouvement.* Les hypothèses de GRADMANN et d'ARNAL ont l'avantage de rendre compte clairement du début du mouvement révolutif par l'instauration progressive du mécanisme des oscillations; ces hypothèses attribuent peut-être, cependant, un rôle trop important au hasard dans cette initiation. Une interprétation conforme au schéma que nous proposons en rendrait compte de façon identique. On pourrait supposer de plus, chez le jeune organe d'abord rectiligne puis volubile, un établissement progressif du système correspondant de corrélations latérales de croissance.

— *le sens du mouvement*, chez les tiges volubiles, correspond à la polarité

(1) C'est pour simplifier que nous raisonnons ici comme si la croissance n'affectait à un moment donné qu'une génératrice au lieu d'une zone longitudinale difficile à délimiter latéralement.

latérale de nature inconnue, dont nous avons parlé plus haut et qui lie les génératrices voisines dans leur réaction d'allongement; la théorie du géotropisme latéral en donne une interprétation cohérente, sans toutefois le ramener à un mécanisme physico-chimique déterminé. Pour les vrilles, selon GRADMANN, et pour les coléoptiles, selon ARNAL, le sens dépendrait de facteurs accidentels, mis en jeu pendant l'initiation du mouvement.

— *l'orientation* de la trajectoire vers le haut, essentielle selon la théorie du géotropisme latéral, pourrait seulement montrer que le rythme particulier de l'allongement (ou peut-être l'allongement lui-même) ne se manifeste que dans des conditions définies.

— *l'amplitude* reflète la différence d'état de l'organe entre deux positions diamétralement opposées; chez les vrilles, selon la conception de GRADMANN, elle serait déterminée par l'équilibre entre la courbure dans un sens et la courbure de réaction dans l'autre sens. La théorie d'ARNAL paraît conduire à envisager l'amplitude, dans le cas des coléoptiles, comme un élément fixé par le hasard, ce qui ne semble pas acceptable pour les vrilles et les tiges volubiles.

— la *vitesse* instantanée correspond au déphasage entre les génératrices voisines; elle serait d'ordre aléatoire selon les théories d'ARNAL et de GRADMANN au cours d'une demi-révolution; cette dernière théorie, qui ramène en partie la circumnutation à un mouvement pendulaire, a l'avantage de rendre compte de certains caractères du mouvement des vrilles.

— la *période* de la révolution est celle de la propagation du maximum d'élongation autour de l'axe; c'est en même temps celle, envisagée par ARNAL, de l'allongement rythmé de chaque génératrice. Remarquons cependant que si la période est au moins égale au temps nécessaire à l'accumulation du facteur X dans chaque génératrice, elle peut être plus grande dans l'hypothèse où le déroulement en chaîne des réactions latérales s'effectuerait plus lentement.

— la *forme* de la trajectoire est aléatoire d'après les théories d'ARNAL et de GRADMANN bien que peut-être constante d'une révolution à la suivante. Elle pourra avoir au contraire une grande régularité selon l'hypothèse du géotropisme latéral. Pour nous, sa régularité est liée à celle de la symétrie de l'organe considéré : tendance à la forme circulaire pour une tige volubile à symétrie axiale circumnutant autour d'un axe sensiblement vertical et tendance à la forme elliptique pour une vrille à symétrie bilatérale.

III. — REMARQUES COMPLEMENTAIRES

A) LE RYTHME DES VARIATIONS DE LA VITESSE ANGULAIRE

Ce rythme, que nous avons souvent signalé, se traduit par les variations périodiques de la vitesse linéaire de l'apex. Il correspond aux variations périodiques de la vitesse angulaire de la propagation du maximum d'élongation autour de la tige. Une étude superficielle des graphiques et de sa périodicité pourrait le faire assimiler à un rythme

endogène typique. Il n'en est pas de même, nous semble-t-il, si on cherche à distinguer les éléments qui le conditionnent. En fait, si nous nous plaçons au point de vue des tissus de la plante, c'est le rythme de la croissance de chaque génératrice qui est endogène (ou encore celui de la propagation périodique du maximum d'élongation autour de l'axe). Mais les variations de la vitesse angulaire au cours d'une période traduisent les différences des phases de croissance des diverses génératrices de la tige; deux génératrices voisines distantes d'un même angle situées du côté où la vitesse angulaire est la plus forte sont à des phases plus voisines de leur allongement périodique que si elles étaient situées du côté opposé. Nous avons vu que cette répartition des phases autour de la tige est directement liée à l'orientation par rapport à la direction de la pesanteur : nous proposons donc de considérer le rythme des variations de la vitesse angulaire, non comme un *rythme endogène* mais comme traduisant un phénomène comparable à une géomorphose (ceci dans la mesure où il n'est pas trop artificiel de distinguer les deux éléments indissociables du mouvement révolutif, le rythme de la croissance d'une génératrice et la propagation circulaire du maximum d'élongation).

B) LES VARIATIONS DE LA CROISSANCE TOTALE D'UNE TIGE VOLUBILE

A la variation périodique de la vitesse angulaire pourrait être liée une variation périodique de la croissance totale (en volume) des tiges volubiles. C'est là une hypothèse que nous nous contenterons de formuler : elle serait vérifiée si l'on pouvait prouver que la croissance ne se fait que sur la face qui va devenir convexe et est nulle sur la face opposée, la croissance totale de la tige étant alors sensiblement proportionnelle à chaque instant à la vitesse angulaire; des mesures délicates seraient nécessaires pour étayer cette hypothèse et savoir par exemple si, lorsque la vitesse angulaire est faible, il ne s'ajoute pas, au contraire, à la croissance différentielle une croissance égale sur les deux faces.

C) LE RYTHME ENDOGENE DES VARIATIONS DE LA PERIODE

Nous manquons d'expérimentation sur ce sujet. C'est là pourtant une question qui pourrait être envisagée puisque Mlle Y. COURTOT a pu observer (1953 et 1954) chez un *Mandevillea* une relation entre la vitesse du mouvement et la vitesse de croissance de la tige, et a pu montrer que cette dernière subit des variations périodiques (période de 4 jours) correspondant au développement de chacun des entre-nœuds, donc liées, d'une certaine manière au rythme interne du plastochrone (1); chez la Cuscute, Mme J. TRONCHET (1956) a observé également une vitesse de croissance rythmée (période de 3 jours); dans les deux cas, une étude simultanée de l'élongation et de la nutation permettrait de connaître les variations éventuelles de ces phénomènes suivant qu'ils intéressent les nœuds ou les entre-nœuds.

Rappelons ici nos observations préliminaires (ch. VI § II B 2, pp. 91-92) qui ne nous ont pas permis de mettre en évidence des variations diurnes endogènes de la circumnutation.

(1) Le mot plastochrone est utilisé ici, comme le préconise ESAU (1953), dans le sens de période séparant la formation de deux ébauches foliaires successives (SCHMIDT 1924) et non dans le sens plus large défini par ASKENASY (1880).

Chapitre XIII

Récapitulation des résultats et conclusions

I. — GENERALITES

Dans l'introduction du présent mémoire, nous avons énuméré quelques-uns des problèmes principaux que posent les manifestations des mouvements révolutifs. Les chapitres que nous avons consacrés à la description et à la discussion de nos observations et de nos expériences nous ont permis d'apporter quelques précisions à la connaissance de ces problèmes; cependant l'ordre de ces chapitres (observations, action des facteurs physiques, des traumatismes et des facteurs chimiques), imposé par des nécessités didactiques, nous a amené à ne donner que des aperçus partiels des problèmes qui nous paraissent essentiels. C'est seulement dans les chapitres 11 et 12 que nous avons pu discuter des relations entre les mouvements révolutifs, les polarités latérales et les rythmes endogènes. Avant de récapituler les résultats de chacun de nos chapitres, de chacune de nos séries d'observations ou d'expériences, nous croyons donc utile de rappeler les principaux problèmes que posent les manifestations de la circumnutation, en esquissant les hypothèses que nous avons été conduit à formuler pour rendre compte de ces manifestations.

II. — LES IDEES DIRECTRICES DU TRAVAIL

A) LE SIEGE HISTOLOGIQUE DU MECANISME QUI REGIT LE MOUVEMENT REVOLUTIF

Ce siège est, selon toute vraisemblance situé, au moins en partie, dans les régions externes de la tige volubile (chapitre 2, § II M et chapitre 9, § IV); l'assise amylifère pourrait jouer un rôle particulier (chapitre 2). Il se peut cependant que plusieurs régions histologiques participent au mécanisme du mouvement, s'il est vrai qu'au cours d'une période l'allongement des tissus profonds alterne avec celui des tissus périphériques (chapitre 9, § II).

B) LA CIRCUMNUTATION ET LE VIEILLISSEMENT DES TISSUS (GRADIENTS LONGITUDINAUX)

La circumnutation, phénomène rythmé d'élongation lié à un âge physiologique déterminé des tissus, doit être envisagée dans ses rapports avec le problème du développement, de la croissance et des auxines. Pour cette raison, à titre purement indicatif, nous confronterons nos connaissances sur cette question, bien que ces connaissances soient encore fragmentaires et que, ne se rapportant pas toutes à la même espèce, elles ne soient évidemmert pas rigoureusement comparables. Les données relatives aux variations de la période de la circumnutation sont tirées de nos observations personnelles (chapitre 4 et 12) et confirment celles de DARWIN (1877); les variations de l'activité des auxines-oxydases sont résumées d'après notre chapitre 10; nos connaissances sur le développement des feuilles et la lignification des tissus, encore purement qualitatives, sont exposées dans notre chapitre 2; enfin, nous avons emprunté (voir chapitre 10) à BREMEKAMP (1912), à RAWITSCHER (1932) et à SALAGEANU les données relatives à la croissance, et à GRADMANN (1929) et à SALAGEANU celles relatives aux auxines. Nous essaierons d'abord de résumer les caractères des diverses régions des tiges volubiles, de l'apex à la base, c'est-à-dire les variations de ces caractères en fonction de l'âge physiologique.

1) L'apex des tiges volubiles, très peu courbé, semble correspondre à un léger maximum d'activité des auxines-oxydases; sa teneur en auxines libres actives se maintiendrait à un niveau comparativement bas, corrélativement avec la faiblesse de sa croissance; les feuilles sont à l'état d'ébauches; il n'y a pas de lignification. La circumnutation ne se manifeste probablement pas.

2) Un peu plus bas, dans une région un peu courbée, l'activité des auxines-oxydases serait faible (mais tendrait à augmenter), la teneur en auxines libres actives serait maximale de même que la croissance. Le développement des feuilles et la lignification restent encore minimes, particularité des tiges volubiles. En s'éloignant davantage de l'apex on observerait une diminution et un léger minimum de la croissance. Cette région paraît pouvoir manifester une lente circumnutation propre.

3) Plus loin encore de l'apex se trouve le maximum de courbure de la tige; l'activité des auxines-oxydases augmente, tandis que la teneur en auxines diminuerait et que (fait paradoxal qui demande sans doute à être vérifié) la croissance présenterait un deuxième maximum. Le développement des feuilles et la lignification des tissus sont encore faibles dans cette région qui est douée du maximum d'activité révolutive.

4) Dans les régions âgées enfin, l'activité des auxines-oxydases augmente brusquement, les auxines libres tendraient à disparaître, la croissance s'arrête, les feuilles se développent rapidement et la lignification intervient : la circumnutation ne se manifeste plus.

Les particularités que nous venons de résumer des diverses régions des tiges volubiles, sont mal connues dans le détail. Il n'en est pas de même si on se contente de comparer, globalement, la région jeune mobile et la région âgée

immobile. La région jeune mobile est en effet caractérisée, dans son ensemble, par la corrélation entre la faible activité auxines-oxydasique, la présence d'auxines libres actives, le taux élevé de la croissance et la faiblesse de la lignification et du développement des feuilles. La partie de la tige plus âgée, plus éloignée de l'apex, devenue immobile, présente au contraire une haute activité des auxines-oxydases, une chute de la teneur en auxines et de l'allongement, tandis que s'effectuent et que s'achèvent le développement et le déploiement des feuilles et la lignification. Nous avons montré (chap. 10) comment pourrait intervenir, dans les processus qui régissent la circumnutation, une chaîne de réactions reliant les variations de l'activité auxines-oxydasique, la teneur en auxines actives et la croissance.

C) RYTHME ET POLARITE LATERALE (GRADIENTS CIRCULAIRES)

Dans une tige animée d'un mouvement révolutif, une génératrice concave devient successivement intermédiaire, convexe, intermédiaire puis de nouveau concave. Elle manifeste donc un comportement périodique, dont nous schématiserons provisoirement le cycle en tenant compte des dosages d'auxines actives libres et des mesures de plasticité de SALAGEANU (*pour mémoire uniquement*, parce que nous ne saurions nous porter garant de la généralité des résultats obtenus par cet auteur), de nos calculs théoriques (chap. 12) de la vitesse d'allongement et du résultat de nos expériences (chap. 9) relatives à la tension des tissus dans les tiges volubiles. Le tableau suivant résume ces données.

caractères variables	concavité	phase intermédiaire	convexité	phase intermédiaire
Teneur en auxines libres actives	MAXIMUM	diminution	minimum	augmentation
Plasticité	MAXIMUM	diminution	minimum	augmentation
Vitesse d'élongation	augmentation	MAXIMUM	diminution	minimum
Longueur relative par rapport à la face apposée	minimum	augmentation	MAXIMUM	diminution
Longueur relative approchée des tissus superficiels par rapport aux tissus profonds	minimum	augmentation	MAXIMUM	diminution

Les éléments de ce cycle sont encore très mal connus; il doit être considéré à la fois comme la manifestation d'un rythme endogène et de polarités latérales puisque l'allongement de chaque « génératrice » est périodique et puisqu'une génératrice a son maximum de vitesse d'allongement quand celle qui est à sa gauche (ou à sa droite suivant les espèces considérées) vient de subir une élongation de vitesse maximale. Nous pensons qu'on peut interpréter ces phénomènes en admettant l'existence d'un système actif inconnu X (lié ou non aux auxines),

dont l'activité serait soumise à un régime d'oscillations de relaxation; le système X augmenterait d'activité jusqu'à un certain seuil pendant la phase d'allongement minimal; son activité diminuerait au contraire (il serait progressivement consommé) pendant que s'effectue le maximum d'allongement. Le maximum d'allongement pourrait se déclencher dans une « génératrice » donnée de la tige quand la différence d'activité de X serait la plus grande entre les « génératrices » voisines situées à droite et à gauche de la « génératrice » considérée.

Nous ne formulons aucune hypothèse sur la nature du facteur X qui pourrait ainsi régir à la fois la polarité latérale et le rythme du mouvement. Nous avons pourtant montré (chapitre 12) que ce schéma d'interprétation délimite le cadre dans lequel pourrait être établie une théorie explicative de la circumnutation et nous avons discuté la façon dont une telle théorie rendrait compte des divers caractères des mouvements.

D) LES CORRELATIONS LONGITUDINALES DANS LE MOUVEMENT LUI-MEME

La courbure de la région mobile des tiges volubiles est (approximativement : voir chapitre 6) plane, c'est-à-dire qu'une génératrice donnée de cette région courbée est par exemple à peu près entièrement concave ou convexe. Ceci signifie que, le long de cette génératrice, les phases du cycle d'allongement sont approximativement synchronisées. Ce phénomène ne semble pas avoir retenu l'attention des auteurs. On pourrait chercher à l'interpréter en invoquant la diffusion longitudinale de facteurs actifs sur la circumnutation. Cette interprétation nous semble en contradiction avec :

1) le résultat des expériences de décapitation des tiges volubiles (la décapitation ne perturbe pas le mouvement : chap. 9).

2) les essais de comparaison du mouvement d'une tige volubile immobilisée en dessous de sa région active et du mouvement que manifeste cette tige quand on l'immobilise au-dessus de sa région de plus grande courbure (chapitre 4) : la tige ainsi observée semble présenter un mouvement propre de période différente de la période normale. Ce résultat, comme celui des expériences de décapitation, pourrait montrer que chaque portion de la région courbe mobile de la tige volubile possède à son niveau le mécanisme qui régit son mouvement.

3) l'observation que nous avons relatée (chapitre 4) d'une tige volubile très fortement torsadée dans sa région de plus grande courbure. Cette tige manifestait un mouvement révolutif normal et sa courbure était sensiblement plane, ce qui exclut une relation obligatoire entre le synchronisme longitudinal et la structure anatomique.

Comment peut donc être réalisé un synchronisme longitudinal, indépendant de la structure anatomique, entre les divers niveaux de la région active de la tige volubile? Il serait prématuré de formuler une théorie pour expliquer un phénomène dont les manifestations sont, en fait, mal connues; par exemple nous ne connaissons pas avec précision les limites de la région douée d'une activité spontanée. Nous avons pourtant suggéré (chap. 4) que le processus en cause pourrait être d'ordre purement mécanique; il se pourrait notamment que le poids de la

région apicale et la plasticité de toute la partie mobile contribuent à déterminer la forme de la tige et intervienne par là, comme un élément régulateur, dans le mécanisme de la circumnutation.

E) ORIENTATION DU MOUVEMENT REVOLUTIF PAR RAPPORT AUX FACTEURS EXTERNES. CIRCUMNUTATION ET TROPISMES

On pourrait évoquer ici (voir chap. 1, § VII A, note 2 et chap. 3, § II G) l'action à distance des tuteurs sur certaines plantes grimpantes, le chimiotropisme et l'hydrotropisme des tiges de *Cuscuta* ainsi que (voir chap. 1, § II et chap. 3, § II A et II C) le thigmotropisme. Nos études concernent seulement (chap. 6) l'action de la pesanteur et celle de la lumière.

Nous ne reviendrons pas ici sur le détail des résultats et des considérations théoriques que nous avons exposés dans ces deux derniers chapitres, notamment à propos des variations de la vitesse du mouvement au cours d'une révolution en fonction de la cote de hauteur (chap. 6, § III F). Rappelons seulement que, d'après nos expériences, les bases de la notion de géotropisme latéral pourraient être limitées à une relation nécessaire entre l'orientation par rapport à la pesanteur et le mouvement révolutif des tiges volubiles.

F) LA VOLUBILITE ET L'ADAPTATION AU MILIEU

Nous avons insisté dans notre introduction sur l'importance de cette question. Quelques-uns des faits que nous avons exposés au cours de notre travail s'y rapportent. Nous avons montré (chap. 2) que les caractères histologiques des tiges volubiles donnent une grande souplesse à la région mobile et nous avons rappelé les particularités de la région âgée, devenue immobile (gros vaisseaux, etc.) qui permettent à la circulation de s'effectuer dans des plantes de grande longueur. Nous avons montré (chap. 2) que la « dissociation » du « bourgeon », c'est-à-dire le retard dans le développement des feuilles, contribue à faciliter le mouvement d'exploration et nous avons rappelé que les divers tropismes auxquels les plantes grimpantes sont sensibles favorisent la fixation au support (chap. 1 et 2).

Nous avons enfin montré (chap. 1, § VII) de quelle façon le port grimpant pourrait être considéré comme une forme de parasitisme. Rappelons ici l'influence favorable de la hauteur de l'apex (décrite par Mme J. TRONCHET : voir chap. 6) et celle, bien connue, des réactions thigmotropiques des vrilles sur la croissance de la plante : par là encore la préhension d'un support favorise le développement. Faisant un rapprochement avec les problèmes phylogéniques que nous avons évoqués dans notre chap. 1, § IV, nous conclurons que le caractère évolué constitué par le port grimpant concerne non seulement l'anatomie, la morphologie et la physiologie de ces plantes mais aussi, simultanément, leurs relations avec le milieu extérieur et notamment leurs relations sociales avec les autres végétaux.

III. — RECAPITULATION DES RESULTATS

Après avoir rappelé comment nous concevons les problèmes que soulève la nutation révolutive des tiges volubiles, nous allons brièvement récapituler nos résultats, dans l'ordre où nous les avons exposés.

Nous avons d'abord montré que les plantes grimpantes ne constituent aucunement un groupe homogène. Elles se fixent à leurs supports de manières très diverses, par des organes volubiles, des crampons, des vrilles, etc. dont la nature morphologique est celle de tiges, de feuilles, de racines ou de formations épidermiques. Ces organes, dans certains cas, ne sont pas sensibles au contact alors que, dans d'autres cas, ils réagissent par des mouvements thigmotropiques ou même par des morphoses favorisant la préhension. Parmi les plantes grimpantes, nous avons cependant montré que la catégorie des plantes volubiles est particulièrement homogène, puisque la volubilité est *presque toujours* liée à des caractères communs importants : une nature morphologique de tige, une croissance apicale indéfinie, la constance du sens de l'enroulement, l'absence de sensibilité tactile (chap. 1, § II).

Dans la classification systématique des plantes vasculaires, les plantes grimpantes sont, nous l'avons rappelé, très largement réparties; elles s'observent dans de nombreuses familles aussi bien chez les Ptéridophytes que dans les groupes de Phanérogames réputés les plus évolués. Cette répartition est d'ailleurs très inégale; il semble que le port grimpant soit un caractère d'évolution qui a pu apparaître assez tardivement dans chaque groupe. Il semble en outre que la présence de vrilles soit un caractère plus évolué que la volubilité (chap. 1, § III et IV).

Les plantes grimpantes sont peu aptes à se développer sous les climats froids, les régions arides, ainsi qu'en milieu aquatique. Favorisées par la chaleur et l'humidité, elles sont répandues dans les régions tempérées et elles sont surtout abondantes dans les forêts tropicales : ce sont là des faits bien connus dont nous avons seulement rendu compte (chap. 1, § V). Nous avons montré que ces plantes appartiennent en particulier aux groupes des Phanérophytes, des Hémicryptophytes, des Géophytes, des Thérophytes, des Epiphytes et des Parasites (chap. 1, § VI).

Nous avons insisté sur la vie sociale des plantes grimpantes. Nous avons établi un rapprochement entre le parasitisme vrai des *Cuscuta*, la symbiose parfois observée (greffe par approche) entre lianes et support, le prédatisme des *Nepenthes*, la possession de dispositifs de défense contre les animaux des *Rubus*, l'épibiose que constitue, dans une certaine mesure, le port grimpant, et surtout le « cleptoparasitisme » par lequel toutes les plantes grimpantes se développent aux dépens de celles qui leur servent de support en leur empruntant l'espace et la lumière qui leur sont nécessaires (chap. 1, § VII).

La morphologie et l'anatomie des tiges volubiles constituent un champ d'investigation très étendu. Nous en avons étudié quelques cas particuliers. Rappelons que la tige adulte est caractérisée à la fois par son faible diamètre, sa grande longueur, sa torsion s'il s'agit d'une espèce volubile, le faible développement des

tissus de soutien (d'où résultent une plus grande souplesse et une moindre résistance à la traction), le grand développement des tissus conducteurs, et des feuilles souvent oblongues-lancéolées à base cordée.

La partie mobile des tiges volubiles présente un allongement des entrenœuds précoce par rapport au développement des feuilles (« bourgeon dissocié ») une structure particulière des jeunes feuilles dont l'apex, le « précurseur » se différencie beaucoup plus tôt que la base. La présence d'une assise amylifère apparaît comme assez générale dans cette région, remarquable également par la très faible lignification des tissus vasculaires et de soutien (chap. 2).

Après avoir ainsi rappelé les caractères des plantes grimpantes et après avoir décrit la morphologie et l'anatomie des tiges volubiles, nous avons consacré notre exposé aux mouvements révolutifs eux-mêmes (chap. 3 et suivants).

Nous avons d'abord retracé l'historique de cette question puis nous avons décrit la méthode d'observation des mouvements révolutifs que nous avons adoptée d'après A. TRONCHET et nous avons souligné les problèmes que pose à notre avis la nutation révolutive (chapitre 3).

Au cours des révolutions successives, les caractères du mouvement présentent des fluctuations rythmées : la hauteur de l'apex est maximale une ou deux fois par période, ainsi que, simultanément en général, la vitesse. Nous avons comparé le mouvement de tiges volubiles normales à sens constant, celui de la tige du *Bowiea volubilis* à sens variable, celui d'une tige fasciée de *Tamus* et celui de la fronde du *Lygodium japonicum*. Nous n'avons pas remarqué de très grandes différences de comportement entre ces divers organes. Dans tous les cas la courbure varie irrégulièrement et la période est à peu près constante pendant une longue durée, bien qu'elle soit sans doute plus longue dans le jeune âge (chap. 4). Il est à noter qu'au début de chaque observation (sous l'effet probable des traumatismes ou des secousses inévitables dans la mise en train de l'expérience), les caractères du mouvement sont souvent quelque peu aberrants : augmentation progressive de la vitesse en même temps que de la hauteur de l'apex (chap. 7, § II).

Le coefficient thermique de la circumnutation, du point de vue de la période, est supérieur à 2 dans les intervalles de température favorables : la valeur de ce coefficient laisse présumer que la période résulte de phénomènes d'ordre chimique et elle nous a permis de formuler des comparaisons entre la nutation révolutive et certains autres phénomènes biologiques doués d'un rythme endogène (chap. 5).

La lumière est un facteur essentiel dans l'apparition ou la disparition de la volubilité, suivant les cas; en général, l'orientation de la lumière n'influence cependant pas la nutation révolutive, si ce n'est par une réaction phototropique affectant sans doute la région sous-jacente à la zone circumnutante (chap. 6, § II).

La pesanteur a une influence complexe sur les mouvements révolutifs des tiges volubiles chez lesquelles se combinent sans doute l'influence de l'autonomie, celle du géotropisme latéral et celle de l'hypercourbure. Nos observations et nos expériences confirment que la trajectoire du mouvement tend à s'orienter vers le haut; nous avons étudié le comportement des tiges volubiles couchées (variations très amples de la vitesse) ou renversées (redressement progressif de la tige à partir de l'apex et circumnutation limitée à la région redressée). Une tige détachée de

la plante, peu en dessous de sa région mobile, et immobilisée en position approximativement dressée au milieu de la zone présumée active, a montré un mouvement de l'apex tandis que la région inférieure restait immobile. Des tiges volubiles placées sur un clinostat à axe oblique, d'inclinaison variable au-dessus de l'horizontale, ont continué de circumnuter en conservant leur période normale : ces expériences montrent que si l'apparition de la circumnutation est liée à une certaine orientation de l'apex par rapport à la pesanteur, en revanche le sens du mouvement et sa période semblent dépendre d'un mécanisme purement interne. Un phénomène très particulier est la variation de la vitesse de l'apex, au cours de la révolution, en fonction de la cote de hauteur, variation déjà signalée dans le chapitre 4; nous en avons proposé et discuté l'interprétation et nous avons montré qu'un rapprochement pouvait être établi avec les « géomorphoses » (chap. 6, § III).

Les secousses provoquent un brusque abaissement de l'apex chez la plupart des plantes vasculaires en voie de croissance; dans le cas des tiges volubiles, cet abaissement est accompagné d'un ralentissement immédiat de la circumnutation (chap. 7).

La submersion artificielle des tiges volubiles de *Cuscuta* a été accompagnée d'un arrêt instantané du mouvement; celui-ci a pu reprendre son cours dès qu'on a rétabli les conditions normales (chap. 8, § II).

La privation d'eau ralentit ou arrête le mouvement révolutif, qui peut se manifester à nouveau après qu'on ait rétabli l'alimentation en eau de la tige. Les variations de la vitesse que nous avons ainsi provoquées, traduisent des variations de la vitesse angulaire et non des changements dans l'amplitude du mouvement (chap. 8, § III).

En plongeant la partie inférieure sectionnée d'une tige volubile dans de l'éther pur, nous avons observé un arrêt du mouvement révolutif; le mouvement réapparaît après qu'on ait remplacé l'éther par de l'eau ordinaire (chap. 8, § IV).

Lorsqu'on divise, par une fente longitudinale, la région mobile des tiges volubiles en une moitié concave et une moitié convexe, sous l'effet de la tension des tissus, la moitié concave accentue sa concavité et l'autre tend à se redresser. On pourrait en conclure que dans la moitié concave les tissus sont plus longs que les superficiels, alors qu'ils sont sensiblement de même longueur dans la moitié convexe, c'est-à-dire que la circumnutation reflèterait, en partie, un balancement entre l'élongation périphérique et l'élongation profonde (chap. 9, § II).

La décapitation des tiges volubiles n'entraîne pas obligatoirement d'arrêt ni de ralentissement dans la vitesse angulaire du mouvement révolutif : il semble donc que la région active de ces tiges trouve son élément moteur en elle-même et non pas dans la région apicale méristématique (chap. 9, § III).

Par des incisions superficielles longitudinales dans la région mobile des tiges volubiles, au niveau de la plus grande courbure, nous avons pu inhiber localement le mouvement. Ce fait pourrait aider à localiser le siège du mécanisme de la circumnutation (chap. 9, § IV).

L'activité des auxines-oxydases est faible dans la région mobile et augmente brusquement dans la partie plus âgée devenue immobile. Ce résultat, confronté avec les données publiées par d'autres auteurs, permet d'établir une corrélation

entre la faiblesse des systèmes auxines-oxydasiques, une forte concentration en auxines, un taux élevé de croissance et la circumnutation (chap. 10).

Des tiges volubiles détachées de la plante et plongées par leur partie inférieure dans des solutions d'acide iodoacétique ont subi un ralentissement (et parfois un arrêt) de leur mouvement par diminution de la vitesse angulaire. Le 2,4-dinitrophénate de sodium semble produire un effet analogue. Ces résultats paraissent mettre en évidence le rôle de phénomènes enzymatiques parmi les processus qui déterminent le mouvement révolutif et plus spécialement de systèmes mettant en jeu des diastases munies de fonctions thiols (chap. 10).

Abordant le problème des polarités latérales qui interviennent dans la circumnutation nous avons rappelé ce qu'on doit entendre par « sens + » (enroulement des *Convolvulus*) et « sens — » (*Lonicera*). Dans un tableau, nous avons groupé les données que nous avons pu rassembler sur le sens de la circumnutation d'une centaine de genres. Il découle de cette confrontation que le sens est en général variable chez les vrilles, chez les tiges de plantes munies de vrilles et chez quelques tiges volubiles (en particulier le *Bowiea volubilis*, le *Testudinaria silvatica*, le *Mühlenbeckia*, les Dilléniacées, les Loasacées et le *Solanum dulcamara*). Le sens négatif s'observe chez une minorité d'espèces volubiles (notamment des Dioscoréacées, le Houblon, les Polygonées, les Rubiales) ; le sens positif est de beaucoup le plus répandu. Les mouvements à sens variable peuvent être interprétés dans le cadre de la théorie de l'hypercourbure de GRADMANN, ceux à sens constant impliquent l'existence d'une corrélation latérale polarisée entre l'allongement des génératrices voisines (chap. 11). Pour permettre certaines comparaisons, nous avons rassemblé dans un appendice (chapitre 14) des données sur les polarités latérales dans le règne végétal.

Nous avons consacré le chapitre 12 à l'étude du rythme de la circumnutation. Après avoir précisé la notion de rythme endogène, nous avons confronté dans un tableau général, les périodes des mouvements rythmés autonomes (mouvements révolutifs ou non) d'environ 175 espèces de plantes; cette période est le plus souvent comprise entre 1 et 4 h. En ce qui concerne les tiges volubiles, la période représente à la fois le temps que l'apex met à effectuer une révolution et celui que met une génératrice donnée à effectuer son cycle d'élongation (un maximum et un minimum de vitesse d'allongement). Un calcul théorique nous a permis de préciser que la vitesse maximale de l'allongement affecte la zone latérale qui va devenir convexe et la vitesse minimale la zone opposée. Nous avons montré qu'on peut interpréter le rythme de l'allongement d'une génératrice donnée en admettant l'existence d'un cycle de relaxation lié à une polarité latérale et nous avons cherché à délimiter le cadre dans lequel pourrait être établie une théorie explicative de la nutation révolutive, considérée comme un phénomène autonome (chap. 12).

IV. — DERNIERES REMARQUES

Parvenu au terme de ce mémoire, il convient de nous demander quelle peut être la portée de notre travail. Les plantes grimpantes, par la relative rapidité de leurs mouvements et de leurs réactions aux agents externes, pourraient être un matériel de choix pour des recherches physiologiques; par l'importance des problèmes que soulèvent ces mouvements (croissance, tropismes, rythmes endogènes, polarités latérales, etc.) elles pourraient également attirer l'attention des chercheurs. Cependant les difficultés sont nombreuses; il est possible par exemple que les techniques actuelles de la Physiologie ne permettent pas l'étude expérimentale directe du phénomène, essentiel ici, de la polarité latérale, ni la découverte certaine du siège histologique du mouvement. Aussi avons-nous manqué d'éléments pour proposer des théories explicatives précises de la nutation révolutive : nous pensons pourtant que nos hypothèses, telles que nous les avons formulées, rendent compte des faits connus et précisent quelles sont les questions les plus importantes qui restent à résoudre.

Enfin, en dehors de toute considération théorique, nous espérons que nos observations et nos expériences auront contribué, par elles-mêmes, à faire progresser nos connaissances sur les problèmes que nous avons étudiés.

Bibliographie

ADKINSON, J., 1913. Some features of the anatomy of the Vitaceae. *Ann. of Bot.* **27**, 133-139 et pl. 15.

AHLGREN, G.H., POOL, M., and H.W. GAUSMAN, 1954. Performance of winter grains alone and with winter vetch for supplemental forage. *Agronomy J.*, **46**, (12), 563-565.

ALLARD, H.A., 1938. Complete or partial inhibition of flowering in certain plants when days are too short or too long. *Journ. Agr. Res.* **57** (10), 775-789.

— 1948. Length of day in the climates of past geological eras and its possible effects upon changes in plant life. *Lotsya, a Biological miscellany*, **1** (Vernalization and photoperiodism.) 101-119.

— and W.J. ZAUMEYER, 1944. Response of beans (*Phaseolus*) to length of day. *Tech. Bull.* n° **867**, *U. S. Dep. of Agric.*, 24 p. (cité d'après ALLARD, 1958).

ALMEIDA, J.F.R. D', and R.P. PATIL, 1945. A study of the stem anatomy of certain indian climbing plants. *J. Bomb. Univ.* **18**, 1-28.

AMBRONN, H., 1884-1885. Zur Mechanik des Windens. *Ber. über d. Verhandl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig, Mathem. Physic. Kl.* **36**, 136-184 et **37**, 132-188.

— 1886. Einige Bemerkungen zu den Abhandlungen des Herrn Wortmann : « Theorie des Windens » und « Ueber die Natur der rotirenden Nutation der Schlingpflanzen ». *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **4**, 369-375.

— 1887. Zur Erwiderung des Herrn WORTMANN. *Ibid.* **5**, 103-108.

ARNAL, C., 1953 a. Recherches sur la nutation des coléoptiles I. Nutation et croissance. *Ann. Univ. sarav. Naturw. Sc.*, **2**, (1-2), 92-105, 1 pl. h. t.

— 1953 b. Recherches sur la nutation des coléoptiles. II Nutation et régénération physiologique. *Ibid.* **2**, (3), 186-203.

— 1954. Recherches sur la nutation des coléoptiles. III. Nutation et étiolement. *Ibid.* **3**, (1-2), 85-98.

— 1954 b. Les mouvements de nutation des coléoptiles de Graminées. *8e Congrès intern. Bot. Paris, Paris, Rapp. et Comm. parv. avant le Congrès*, Section 11, pp. 165-166.

— 1955. Recherches sur la nutation des coléoptiles. IV. Morphologie du mouvement de nutation. *Rev. gén. Bot.*, **62** (741), 661-666.

— 1956 a. Croissance et nutation du coléoptile de Blé, présentation d'un film. *Bull. Soc. fr. Physiol. végét., Bull. trim.*, **2**, (4), 174.

— 1956 b. Comm. Congrès A.F.A.S., Dijon.

— 1956 c. Lettre personnelle du 1.12.56.

— et U. GEBHARDT, 1955. Croissance des segments de coléoptiles de Blé dans l'eau et dans l'acide indole-acétique. *Rev. gén. Bot.*, **62**, (740), 567-608.

ASCHOFF, J., 1954. Zeitgeber in tierischen Tagesperiodik. *Naturwiss.*, **41**, 49-56.

ASHBY, E., and E., WANGERMANN, 1954. The effects of meristem aging on the morphology and behavior of fronds in *Lemna minor*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **57**, 476-483.

ASKENASY, E., 1880. Ueber eine neue Methode, um die Vertheilung der Wachstumsintensität in wachsenden Theilen zu bestimmen. *Naturhist. Medic. Ver. Heidelberg, Verhandl.*, N.S., **2**, 70-153.

— 1890. Ueber einige Beziehungen zwischen Wachsthum und Temperatur. *Ber. d. d. bot. Ges.* **8**, 61-94.

BACH, D. s.d. *Cours de Botanique générale*, tome I, *Organisation générale et reproduction des Plantes vasculaires*, 491 p., Soc. d'Ed. d'Ens. sup., Paris.

BAILLAUD, L., 1950. Note préliminaire sur le mouvement des vrilles bifurquées de *Cyclanthera explodens*. *Ann. sci. Univ. Besançon*, **5**, *Bot.* (**2**), 17-21.

— 1951. Nutation d'une vrille ramifiée de *Lagenaria vulgaris*. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, **54** (1950), 101-104, et *Ann. sci. Univ. Besançon*, **6-7** (1951-1952), *Bot.* (**2**), 55-58.

— 1952. Remarques sur le mouvement de nutation des tiges volubiles. *Ann. sci. Univ. Besançon*, **6-7**, *Bot.* (**1**), 29-40.

— 1953. Action de la température sur la période de nutation des tiges volubiles de Cuscute. *Compt. rend. Acad. Sc.*, **236**, 1986-1988.
— 1954. Les mouvements de croissance des tiges volubiles et la pesanteur. *8e Congr. intern. Bot.* Sect. 11-12, 162-163.
— 1956. Action de l'acide iodo-acétique sur le mouvement des tiges volubiles. *Compt. rend. Acad. Sci.* **242**, 164-165.
— 1957. Zirkumnutationsbewegungen nach einigen neuen Arbeiten. *Phyton* (Graz) **7**, (1-3) 32-39.
— (à paraître). Anatomie physiologique des organes thigmotropiques et thigmonastiques. *in : Handbuch der Pflanzenphysiologie* (Ruhland) t. 17-1, Springer, Berlin.
— et Y., COURTOT, 1955 a. Temps et rythmes chez les végétaux. *Ann. fr. Chronom.* sér. 2, **9**, 87-102 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, sér. 2, *Bot.* **5**.
— et —, 1955 b. Corrélations et polarités dans la morphologie d'un Cyprès. *Ann. sci. Univ. Besançon*, sér. 2, *Bot.*, **6**, 83-93.
— et —, 1956. Observations sur quelques modes de cicatrisation chez les végétaux vasculaires. *Ibid.*, **8**, 63-72.
BAILLON, H., 1856. *Du mouvement dans les organes sexuels des végétaux et dans les produits de ces organes.* Thèse d'Agreg. Médecine, 72 p., Rignoux. Paris.
— 1887. Expériences physiologiques sur l'enroulement des vrilles d'une Ampélidée. *Bull. mens. Soc. linn. Paris*, n° 89, 705-707.
— 1888 a (compte rendu anonyme). La sensibilité des plantes. *Revue scientifique (revue rose)*, **41**, (sér. 3, **15**), 92.
— 1888 b (compte rendu par V.). La sensibilité des plantes; *ibid.*, **41** (sér. 3, **15**), 221.
— et coll., 1876-1892. *Dictionnaire de Botanique*, 4 vol., Hachette, Paris.
BALL, N.G., and I.J. DYKE, 1954. An endogenous 24-hour rhythm in the growth rate of the *Avena*-coleoptile. *J. of exp. Bot.*, **5**, 421-433.
BARANETZKI, J., 1883. Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. *Mém. de l'Acad. des Sciences de St. Petersbourg*, sér. 7, **31**, (8) 1-73.
BARLOW, 1946. *Table des carrés, cubes, racines carrées, racines cubiques et inverses de tous les nombres entiers de 1 à 10.000*, 200 p., Béranger éd., Paris et Liège.
BEAUVERIE, J., 1905. *Le Bois*, fasc. I, 724 p., Gauthier-Villars, Paris.
BENECKE, B., 1913. Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pflanzen, pp. 175-326 de : *Zellen- und Gewebelehre, Morphologie und Entwicklungsgeschichte* de E., STRASBURG und O., HERTIG, 1. Bot. Teil, 338 p., Teubner, Berlin.
BENNET-CLARK, T.A., and N.G. BALL, 1951 : the diageotropic behaviour of rhizomes. *J. exp. Bot.*, **2**, 169-203.
BERDUCOU, J., 1956. Mécanisme de la formation des chancres à *Nectria* du Pommier. Rôle de l'acide indole-β-acétique dans la biologie de *Nectria galligena* Bres. et de *Nectria cinnabarina* Tode. *Ann. Ec. nat. sup. agron.* (Toulouse) **4** (2), 179 p.
BERGER, W., 1931. Das Wasserleitungssystem von krautigen Pflanzen, Zwergsträuchern und Lianen in quantitativer Betrachtung. *Beih. bot. Clbl.* **48**, 1. Abt., 363-390.
BERTON, A., 1948. Notes botaniques. Sur la désignation des sens d'enroulement et de torsion. La *Feuille des Naturalistes*, N.S. **3**, 74.
BETHE, A., 1946. Irritabilität, Rhythmik und Periodik. *Naturw.* **33** (15.8.46), 86-91.
BIANCONI, G.G., 1855. *Alcune ricerche sui capreoli delle Cucurbitaceae.* Bologna.
BIETZ, E.A., 1896. Ueber die verschiedene Windungsrichtungen der Schlingpflanzen. *Verh. u. Mitth. d. siebenbürg. Ver. für Naturw. zu Hermannstadt*, **45**, 55-56.
BLAAUW, A., 1915. Licht und Wachstum II. *Z. f. Bot.*, **7**, 465-532.
— 1918. Licht und Wachstum III. Die Erklärung des Phototropismus. XV. *Mededeel.* van de *Landbouwh.* et *Lab. voor Plantenphysiol. onderz.* Med. **1**, 89-204 et pl. 11-14.
BLAQUIÈRE, P., 1955. Croissance estivale de 3 espèces du Genre *Vicia*. *Ann. Ec. nat. sup. agron.* Toulouse, **3**, (2), 91-95.
— et M., DUPUY, 1955. Plantes tuteurs pour Vesces d'hiver. Essai de variétés. *Ibid.* **3** (2), 97-99.
BCEWIG, H., 1904. The histology and development of *Cassytha filiformis* L. *Contrib. of the bot. Lab. Univ. of Pennsylvania*, **2** (3), 399-416 et pl. XXXIII-XXXIV.
BOLZ, C., 1927. Lassen sich bei Wurzeln Nutationsbewegungen feststellen und welches Art sind sie? *Bot. Archiv.*, **19**, 450-459.
BONNER, W.D. and K.V. THIMANN, 1950. Studies on the growth and inhibition of isolated plant

parts. III. The action of some inhibitors concerned with pyruvate metabolism. *Am. J. Bot.* **37**, 66-75.

Bonnier, G. et G. Douin, s. d. (1911-1934). *Flore complète, illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique*, 12 vol., Orlhac, Paris.

— et A.M., Leclerc du Sablon, 1923. *Cours de Botanique, Phanérogames*, 1330 p., Librairie gén. de l'Enseignement, Paris.

Bor, N.L. and M.B. Raizada, 1954. *Some beautiful indian climbers and shrubs.* viii + 286 p. et 31 + 99 pl., The Bombay natural History Society, Bombay.

Boresch, K., 1938. Ueber die Einrollung von Ranken unter dem Einfluss künstlichen Heteroauxins. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **86**, 315-343.

Borgström, G., 1939. *The transverse reactions of plants, outlines of a new interpretation of the significance of growth hormones for life processes in plants.* 230 p., Gleerup, Lund.

Borrello, R., 1955. Descrizione di una galla su *Cuscuta pentagona* Engelm. *Ann. Speriment.* agr. **9** (6), cvii-cxvi.

Borzi, A., 1901 a. Anatomia dell'apparato senso-motore dei cirri delle Cucurbitacee, Nota preventiva. *Atti della reale Accademia dei Lincei*, ser. 5, **10**, 1[er] semestre, 395-400.

— 1901 b. Anatomia dell'apparato senso-motore dei cirri delle Cucurbitacee. *R. Istituto botanico di Palermo. Contribuzioni alla Biologia vegetale* edite da A. Borzi, **3**, fasc. 1, 121-176 et pl. VIII-X (résumé français, 177-186).

Bose, J.C., 1913. On diurnal variation of moto-excitability in *Mimosa. Ann. of. Bot.*, **27**, 759-779.

— 1918 a. The voice of life. *Trans. Bose Res. Inst. Calcutta*, **1**, Life Movements in plants, i-xiv.

— 1918 b. The problem of movement in plants. *Ibid.* **1**, Life movements in plants, 1-4.

— 1918 c. Resumption of autonomous pulsation and of growth under stimulus. *Ibid.* **1**, part 2, 227-232.

— 1918 d. Action of light and warmth on autonomous activity. *Ibid.* **1**, 233-238.

— 1929. *Growth and tropic movements of plants*, xxix + 447 p., Longmans Green et C°, London, New-York, Toronto.

— and E. Das, 1919. Researches on growth and movements in plants. *Proc. of. the roy. soc. of London* (B), **90**, 364-400.

— and G. Das, 1919. Mechanotropism : twining of tendrils. *Trans. Bose Res. Inst. Calcutta*, **2**, 288-300.

— and —, 1923. Researches on the effect of anaesthetics on growth. *Ibid.*, **3**, Life Movements in plants, (article 55), 641-649.

Boureau, E., 1954-1956-1957. *Anatomie végétale*, 3 vol. Presses Universitaires de France, Paris.

Bowman, H.H.M., 1914. Mechanical tissue development in certain North American vines. *Bull. Torrey bot. Club*, **41**, 365-372.

Boysen-Jensen, P., 1939. *Die Elemente der Pflanzenphysiologie.* Trad. du danois en allemand par F. Mattick, xx + 458 p. Fischer, Jena.

Braun, A., 1854. Ueber den schiefen Verlauf der Holzfaser und die dadurch bedingte Drehung der Bäume. *Monatsb. k. Akad., Wiss. Berlin.*, 1854, 432-484.

Braun, H.J. 1957. Die Leitbündelbecken in den Nodien der Dioscoreaceae, mit besonderer Berücksichtigung eines neuartigen Typs assimilateleitender Zellen. *Ber. d. dt. bot. Ges.* **70** (7), 305-322.

Braun-Blanquet, J., 1951. *Pflanzensoziologie*, xi + 631 p., Springer, Wien.

Braungart, R., 1901. *Der Hopfen aller hopfenbauenden Länder der Erde als Braumaterial*, xvi + 898 p., Oldenburg, München.

Bremekamp, C.E.B., 1912. Die rotierende Nutation und der Geotropismus der Windepflanzen. Proefschrift Univ. Utrecht et *Rec. Trav. bot. néerl.* **9**, 281-381.

— 1915. Stossreizbarkeit der Blumenkrone bei *Gentiana quadrifaria. Rec. Trav. bot. néerl.* **12**, 27-30.

— 1924. On hydrotropism and thigmotropism of roots. *South African J. of. Sci.*, **21**, 258-264.

— 1925. Das Verhalten der Graskeimlinge auf dem Klinostaten. *Ber. d. dt. bot. Ges.* **43**, (4) 159-165.

Brenner, W., 1900. Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. *Flora*, **87**, 387-439.

— 1912. Zur Biologie von *Tamus communis* L. *Verh. d. Naturforsch. Ges. Basel*, **23**, 112-130.

Brett, W.J., 1955. Persistent diurnal rhythmicity in *Drosophila* emergence. *Ann. entom. Soc. Amer.* **48**, 119-131.

Brouwer, G., 1926. *De periodieke Bewegingen van de primaire Bladeren bij de Kiemplanten van Canavalia ensiformis.* Diss. Amsterdam.

Brouwer, R., 1953. The arrangement of the vascular bundles in the nodes of the Dioscoreaceae. *Acta bot. neerl.*, **2**, 66,73.

Brown, F.A., Fingerman, M., Sandeen, M.I. and Webb, H.W., 1953. Persistent diurnal and tidal rhythms of color change in the fiddler crab *Uca pugnax*. *The Journal of experimental Zoology*, **123**, (1), 29-60.

— and Webb, H.M., 1948. Temperature relations of endogenous daily rhythmicity in the fiddler crab *Uca*. *Physiological Zoology*, **21**, 371-381.

— and —, 1949. Studies in the daily rhythmicity of the fiddler crab *Uca*. *Ibid.* **22**, 136-148.

Bruce, V.G. and C.S. Pittendrigh, 1956. Temperature indépendence in a unicellular « clock ». *Proceed. nat. Acad. of Sciences*, **42**, (9) 676-682.

Brunel, J., 1944. Qui a découvert la pénicilline? *Rev. canad. Biol.* **3** et *Contrib. Inst. bot. Univ. Montréal*, **53**, 333-343.

— 1951. Antibiosis from Pasteur to Fleming. *J. of the Hist. of Medicine and allied Sciences*, **3** et *Contrib. Inst. bot. Univ. Montréal*, **67**, 287-301.

Brunel-Capelle, G., 1955. *Décarboxylation biologique de l'acide mésoxalique et contribution à l'étude du métabolisme des composés thiols chez les végétaux*. Thèse Sc. Paris, 148 p.

Brunnthaler, J., 1914. Vegetationsbilder aus Deutsch-Ostafrika : Regenwald von Usambara, n° 8 de la 11° série (pp. 43-48) des *Vegetationsbilder* de G. Karsten et H. Schenck, Fischer, Iena.

Brush, W.D., 1912. The formation of mechanical tissue in the tendrils of *Passiflora caerulea* as influenced by tension and contact. *Bot. Gaz.*, **53**, 453-476.

Bucherer, E., 1889. Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Dioscoreaceen. *Bibliotheca botanica*, **16**, 1-34.

Buchinger, A., 1944. Kürbisranken. *Gartenbauwiss.* **18** (3), 304-310.

Bugnon, F., 1953. Recherches sur la ramification des Ampelidacées., 160 p. et 1 pl. h. t. *Publ. Unif. Dijon.*, **11** et thèse Sc. Paris.

— 1956. Valeur morphologique du complexe axillaire chez les Cucurbitacées. *Ann. Sci. nat. Bot.* sér. 11, **17**, 313-323.

Bühnemann, F., 1955. Das endodiurnale system der *Oedogoniumz*elle. III. Ueber den temperatureinfluss. *Z. f. Naturf.*, **10**b., 305-310.

Bünning, E., 1929. Ueber die thermonastischen und thigmonastischen Blütenbewegungen. *Planta*, **8**, 698-716.

— 1932. Untersuchungen über die autonomen tagesperiodischen Bewegungen der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus*. *Jahrb. f. wiss. Bot.* (Pringsheim), **75**, 439-480.

— 1934. Elektrische Potentialänderungen an seismonastisch gereizten Staubfäden. *Planta*, **22**, 251-268.

— 1935. Zur Kenntnis der endonomen Tagesrhythmik bei Insekten und bei Pflanzen. *Ber. d. dt. bot. Ges.* **53**, 594-623.

— 1936. Die Entstehung der Variationsbewegungen bei den Pflanzen. *Ergebn. d. Biol.*, **13**, 235-347.

— 1941-1942. Untersuchungen über den physiologischen Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik bei Pflanzen. *Z. f. Bot.*, **37**, 432-486.

— 1946. Die Entwicklungsphysiologische Bedeutung der endogenen Tagesrhythmik bei den Pflanzen. *Naturwiss.* **33**, 271-274.

— 1948 a. Bewegungen der Pflanzen. *Fiat Review of German Science, Biology*, part I, chapitre IV, 131-136, Dieterich'sche Verlagsbuchhandlung, Wiesbaden.

— 1948 b. Zur Kenntnis der endogenen Jahresrhythmik in Samen. *Naturwiss*, **35**, 221-222.

— 1949 a. Ueber Jahresperiodische Keimfähigkeitsschwankungen. *Z. Naturf.* **4**b, 157-176.

— 1949 b. *Theoretische Grundfragen der Physiologie*, 2° éd., v + 90 p., Piscator, Stuttgart.

— 1952. Seismonastie. *Z. f. Bot.*, **40**, 428-429.

— 1953. *Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze*, 539 p., Springer, Berlin.

— 1955. Discussion orale, non publiée, de la communication de A. Pirson (1955) à la Session du 1.6.55 de la Deutsche botanische Gesellschaft.

— 1956 a. Endogenous rhythms in plants. *Annual Review of Plant Physiology*, **7**, 71-90.

— 1956 b. Endogene Aktivitätsrhythmen, pp. 878-907 du T. 2 du *Handbuch der Pflanzenphysiologie* (*Encyclopedia of Plant Physiology*) de W. Ruhland, Springer ,Berlin.

— 1956 c. Bewegungen. *Fortschritte der Botanik*, **18** (Chap. 20), 347-364.

— 1956 d. Der tropische Regenwald. *Verständl. Wiss.* **56**, 118 p., Springer, Berlin.

— 1957, Ueber die Urethan-Vergiftung der endogenen Tagesrhythmik. *Planta*, **48** (4), 453-458.

— (à paraître). Die thigmonastischen und thigmotropischen Rektionen. *in : Handbuch der Pflanzenphysiologie* (Ruhland) t. 17/1, Springer, Berlin.

— und R. KAUTT, 1956. Ueber den Chemotropismus der Keimlinge von *Cuscuta europaea*. *Biol. Zbl.* **75**, (5-6), 356-359.
— und F.J. LEINWEBER, 1956. Die Korrektion des Temperaturfehlers der endogenen Tagesrhythmik. *Naturwiss.*, **43** (2), 42.
— und L. MÜSSLE, 1951. Der Verlauf der endogenen Jahresrhythmik in Samen unter dem Einfluss verschiedenartiger Aussenfaktoren. *Z. f. Naturf.* **6**b, (2), 108-112.
— und G. SCHÖNE-SCHNEIDER-HÖHN, 1957.Die Bedeutung der Zellkerne im Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik. *Planta*, **48** (4) 459-467.
BÜNSOW, 1953. Ueber tages- und jahresrhythmische Aenderungen der photoperiodischen lichtempfindlichkeit bei *Kalanchoë Blossfeldiana*, und ihre Beziehungen zur endogenen Tagesrhythmik. *Z. f. Bot.*, **41**, 257-276.
BURKHOLDER, P.R., 1934. Movement in the cyanophyceae. *Quart. Rev. of Biol.*, **9**, 438-459.
BURKILL, I.H., 1944. The way in which the leaves of *Tamus communis* and Dioscoreas attain their light-fixed position. *Proc. linn. Soc. London*, 9 juin 1944, **185**, 252-277.
— 1949. The ontogeny of the stem of the Common Bryony, *Tamus communis* L. *J. linn. Soc. Lond.*, **53**, 313-382.
BURNS, G.P., 1900. Beiträge zur Kenntniss der Stylidiaceen. *Flora*, **87**, 313-354 et pl. 13-14.
CAMPBELL, D.H., 1928. The phylogeny of the Angiosperms. *Bull. Torrey bot. Club.* **55**, 479-497.
CANDOLLE, A. DE, 1876. Sur la désignation de la direction des spires dans les plantes. *Bull. Soc. bot. France*, **23**, 192-195.
CANDOLLE, A.P. DE, 1819. Théorie élémentaire de la Botanique ou exposition des principes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux, 2e éd., VIII + 566. Deterville, Paris.
— 1827. *Organographie végétale, ou description raisonnée des organes des plantes*, t. 1, XX + 558 p., Déterville, Paris.
— 1832. *Physiologie végétale, ou exposition des forces et des fonctions vitales des végétaux*, t. 2 (pp. 463-1056), Béchet Jeune, Paris.
CANDOLLE, C. DE, 1877. Observations sur l'enroulement des vrilles. *Arch. d. sciences phys. et nat.* Nouv. Pér. **58**, 5-17.
CAPPELLETTI, C., 1930. Sulle probabili cause determinanti il ripetersi di fasciazoni in rami di *Dioscorea Batatas* Dec., e sulla transmissibilita del suddetto caractere per via vegetativa. *Nuov. Giorn. Bot.* N.S., **37**, 454-455.
— 1943. Ricerche sui fusti. I. Fuste pessono raccorciarsi? *Atti r. Accad. Sci. Torino, Cl. Sci. fis. mat. nat.* avr. oct. 1943, **78**, 231-64.
CARLES, J., 1952. Le Transformisme. *Que sais-je?*, n° **502**, 128, Presses Universitaires de France, Paris.
CARLET, G., 1873. Sur le mouvement des étamines dans les *Ruta*. *Compt. rend. Acad. Sc.*, 77, 538-541.
CASTLE, E.S., 1926. Observations on motility in certain Cyanophyceae. *Biol. Bull.*, **51**, 69-72.
CHALON, J., 1868. Le mouvement dans le règne végétal. *Revue trim.* (Bruxelles), sér. 2, **19**, juillet. 66 p. (cité d'après une analyse dans *Bull. Soc. bot. Fr.*, **16**, 180).
CHATIN, A. (cité par A. DAVY DE VIRVILLE, 1954, Histoire de la Bot. en France, pp. 175-176).
CHEVALIER, A., 1902. Sur les Landolphiées donnant le caoutchouc des herbes au Congo français. *Compt. rend. Acad. Sci.* **135**, 512-515.
— 1955. Les associations végétales, chapitre 4, 1183-1240 du t. **3** (biogéographie) du *Traité de Géographie Physique* de E. DE MARTONNE, Armand Colin, Paris.
CHODAT, R., 1907. *Principes de Botanique*, VIII + 744 p., Géorg. Genève.
— 1911. *id.* 2e éd., XI + 842 p., Géorg., Genève.
CHOUARD, P., 1951. *Dormances et inhibitions des graines et des bourgeons, préparation au forçage, photopériodisme*, V + 157 p. Tournier et Constans, Paris.
— et POIGNANT, P., 1951. Recherches préliminaires sur la vernalisation en présence d'inhibiteurs de germination et de respiration. *Compt. rend. Acad. Sci.*, **232**, 103-105.
CHRISTOPHERSEN, J., 1955. Mikroorganismen, 2e partie, 178-329, de *Temperatur und Leben* de H. PRECHT, J. CHRISTOPHERSEN et H. HENSEL, 12 + 514 p., Springer, Berlin.
COLOMB, G., 1887. Sur la vrille des Cucurbitacées. *J. de Bot.* **1**, 136-140 et 150-153.
CONOVER, 1913. Behavior of *Asparagus plumosus* toward gravitation and light. *Plant world*, **16**, 61-68 (cité d'après RAWITSCHER, 1932).

Cooper, T.B., 1938. A study of the pericycle in the Caprifoliaceae. *Trans. bot. Soc. Edinburgh.*, **32**, 548-555.

Correns, C., 1892. Ueber die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. *Flora*, **75**, 87-151.

— 1896. Zur Physiologie der Ranken. *Bot. Ztg.*, **54**, 1e partie, 1-20.

Costantin, J., 1898. *Les végétaux et les milieux cosmiques (adaptation-évolution)*, 292 p., Alcan, Paris.

Coster, C., 1932. Die Geschwindigkeit der Transpirationsstromes. *Planta*, **15**, 540-566.

Courtot, Y., 1953. Observations sur le mouvement révolutif de la tige de *Mandevillea suaveolens* Lindl. (Apocynacées). *Ann. sci. Univ. Besançon*, **8**, *Bot.* (1) 3-27.

— 1955 a. Recherches sur la nutation de la première feuille du *Bulbine annua*. *Compt. rend. Acad. Sc. Paris*, **242**, 274-275.

— 1955 b. Croissance d'une tige volubile de *Mandevillea suaveolens* Lindl. *Ann. sci. Univ. Besançon*, sér. 2, *Bot.* **6**, 45-50.

— et Baillaud L., 1956. Sur la périodicité des différenciations libériennes chez le Tilleul. *Ibid.* **8**, 73-87.

Crié, L., 1902. *Nouveaux éléments de botanique*, 1509 p., Doin, Paris.

Crinquand, E., 1950. Recherches sur les mouvements révolutifs des vrilles de Cucurbitacées, *Bryonia alba, Momordica balsamina Melothria scabra, Bryonopsis laciniosa, Echinocystis wrightii*. Dipl. Et. sup. Fac. Sc. Besançon, 1 + 19 p. + 7 pl. H. T. (non publié sous cette forme : voir Tronchet A., Tronchet J. et Crinquand, E.).

Crüger, H., 1850-51. Einige Beiträge zur Kenntniss von sogenannten anomalen Holzbildungen des Dikotylenstammes. *Bot. Ztg.*, **8**, col. 97-112 et pl. II, 121-128 et pl. III, 137-143, 161-167 et pl. IV, 177-187 et **9**, col. 465-473 et 481-494.

Cugnac, A. de, 1956. *Bull. soc. fr. Physiol. végét. Bull. trim.* **2** (4) 174-175.

— et Obaton, F., 1941. Observations biologiques sur la floraison du *Pennisetum clandestinum*. *Bull. Soc. bot. fr.*, **88**, 636-639.

Czaja, A.T., 1934. Zur Entwicklungsphysiologie des Periderms und die Entstehung der Korkkrusten. *Planta*, **25**, 105-145.

Czapek, F., 1909. Beobachtungen an tropischen Windepflanzen. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg.*, sér. 2., 3e suppl., 35-46.

Czech, H., 1931. Quelques observations sur les mouvements floraux du *Gentiana freyniana*. *Bull. Soc. bot. Genève*, **23**, 440-445.

Danser, B.H., Die Polygonaceen niederlaendisch-Ostindiens. *Bull. Jard. bot. Buitenzorg.*, sér. 3, **8** (2-3), 117-261 et cartes I-III.

Dansereau, P., 1951. Description and recording of vegetation upon a structural basis. *Ecology*, **32** (2), 172-229.

— 1952. The varieties of evolutionary opportunity. *Rev. canad. Biol.*, **11** (4), 305-388.

— 1956. Le régime climatique régional de la végétation et les contrôles édaphiques. *Ibid.* **15** (1), 1-71.

Darwin, C., 1865. On the movements and habits of climbing plants. *J. linn. Soc. Bot.* **9** (1867), 1-118.

— 1877. *Les mouvements et les habitudes des plantes grimpantes*, trad. R. Gordon, viii-271 p., Reinwald, Paris.

— 1880. *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature*, trad. par E. Bardier, xxi-604 p., Reinwald, Paris.

— et Darwin, F., 1882. *La Faculté motrice dans les plantes*, xxvi + 599 p., Reinwald, Paris, trad. par E. Heckel de *The power of movement in plants*. London, 1880.

Darwin, F., 1881. Ueber Circumnutation bei einen einzelligen Organe *Bot. Ztg.*, **39**, col. 473-480.

— and D.F.M. Pertz, 1892-1903. On the artificial production of rhythms in plants. *Ann. of. Bot.*, **6** : 245-264 et **17** : 93-104.

Dastur, R.H. and G.A., Kapadia, 1931 a. Mechanism of curvature in the tendrils of Cucurbitaceae. *Ann. of. Bot.* **45**, 279-301.

— and —, 1931 b. The anatomy of climbing plants *J. Indian bot. Soc.*, **10**, 110-121, pl. I-II.

Dean, H.L., 1954. Dodder overwintering as haustorial tissues within *Cuscuta*- induced galls. *Proc. Iowa Acad. Sc.* **61**, 99-106.

Decaisne, J., 1857. (sur les vrilles des Cucurbitacées). *Bull. Soc. bot. Fr.*, **4**, 787-788.

DEMOLE, V., 1915. Etude qualitative de la sensibilité de la fronde du *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Bull. Soc. bot. Genève* sér. 2, **7**, 263-328.

— 1916. De l'influence des excitations tactiles sur le géotropisme de la fronde du *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Ibid.* sér. 2, **8**, 276-281.

DENFFER, D. VON, 1954. Pflanzenfeindschaft- Pflanzenfreundschaft (Parasitismus und Symbiose). *Nachr. der Giess, Hochschulgesellschaft*, **23**, 60-87.

DERSCHAU, M., 1893. *Einfluss von Kontakt und Zug auf rankende Blattstiele*. Dissert. Leipzig. 36 p. 3 pl.

DETMER, W., 1882. System der Physiologie, 2. Theil, pp. 447-555 de la 5e partie du t. 2 du *Handbuch der Botanik* de A. SCHENK, Trewendt, Breslau.

— 1888. *Das pflanzenphysiologische Praktikum, Anleitung zu pflanzenphysiologischen Untersuchungen für studirende und Lehrer der Naturwissenschaften*. XVI + 352 p., Fischer, Iena.

DEWÈVRE et BORDAGE, E., 1892. Sur l'analyse photographique des mouvements des végétaux. *Rev. gén. Bot.*, **4**, 65-78.

DIELS, L., 1910. Menispermaceae. 345 p., Engelmann, Leipzig (t. IV. 94 de *Das Pflanzenreich* de A. ENGLER).

DODEL-PORT, A. und C. DODEL-PORT, 1884. *Text zum Anatomisch-physiologischen Atlas der Botanik*. Schreiber, Esslingen.

DOMIN, K., 1913. Vegetationsbilder aus Java, n° 5 de la 11e série (pl. 25-30) des *Vegetationsbilder* de G. KARSTEN et H. SCHENCK, Fischer, Iena.

DÖRRIES, W., 1910. *Beiträge zur speziellen Anatomie der Lianen mit besonderer Berücksichtigung der Thyllenfrage*. 64 p., Inaug. Diss. phil. Göttingen.

DUCHARTRE, P., 1865. Expériences relatives à l'influence de la lumière sur l'enroulement des tiges. *Compt. rend. Acad. Sc.*, **61**, 1142-1148.

— 1885. *Eléments de Botanique comprenant l'anatomie, l'organographie, la physiologie des plantes, les familles naturelles et la géographie botanique*, 3e éd., VIII + 1272 p., Baillière, Paris.

— 1886. Observations sur les vrilles de Cucurbitacées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **33**, 10-19 et 157-169.

DUMORTIER, 1837. Rapport sur le mémoire de M. MORREN, intitulé : Recherches sur le mouvement et l'anatomie du *Stylidium graminifolium*. *Acad. Roy. Bruxelles, Bull.* n° 11, pp. (485)-(488).

DUTAILLY, G., 1877. Recherches organographiques sur les formations axillaires chez les Cucurbitacées. *Assoc. fr. Avanc. Sc.*, session **6** (Le Havre), 596-609 et pl. IX-X.

— 1879. Recherches anatomiques et organogéniques sur les Cucurbitacées et les Passifloracées. *Ibid.*, session **8** (Montpellier), 711-725 et pl. VII-X.

— 1892. Vrilles, pp. 268-275 du t. 4 du *Dictionnaire de Botanique* de H. BAILLON, Hachette, Paris.

DUTROCHET, R., 1837. Coup d'œil général sur les mouvements des végétaux, examen du mécanisme des modes élémentaires de mouvement par incurvation et par torsion. N° 9, pp. 442-468, des *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux*, t. 1, Baillière, Paris.

— 1843. Des mouvements révolutifs spontanés qui s'observent chez les végétaux. *Compt. rend. Acad. Sc.*, **17**, 989-1008 et *Ann. Sc. nat.*, sér. 2, **20**, *Bot.*, 306-329.

— 1844. Recherches sur la volubilité des tiges de certains végétaux et sur la cause de ce phénomène. *Compt. rend. Acad. Sc.* **19**, 295-303 et *Ann. Sc. nat.* sér. 3, *Bot.*, **2**, 156-167.

EAMES, A.J. and L.H. MACDANIELS, 1951. *An introduction to plant Anatomy*, 2e éd., XVIII + 427 p McGraw-Hill, London.

EBERHARDT, F., 1952. Enzymgifte. *Z. f. Bot.*, **40**, 332-339.

EHRENBERG, M., 1950. Beziehungen zwischen Fermenttätigkeit und Blattbewegung bei *Phaseolus multiflorus* unter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen. *Planta*, **38**, (3) 244-279.

EICHLER, H., 1884. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Marantaceen. *Abh. d. königl. Ak. d. Wiss. zu Berlin* (« 1883 »), 1-99 et pl. I-VII (avec un appendice sur les tendances dextres et sénestres).

EMSCHWILLER, G., 1951. Chimie physique, t. 3, cinétique chimique, structure des mol., pp. 921-1452. P.U.F., Paris.

ENGELMANN, G. und A., BRAUN, 1846. Bemerkungen über Cuscuten, *Bot. Ztg.* 4e année, (16) colonnes 273-281.

ERRERA, L. et E. LAURENT, 1897. *Planches de Physiologie végétale*, VIII + 98 p., Lamertin, Bruxelles.

ESAU, K., 1953. *Plant Anatomy*, XII + 735 p., Wiley, New-York.

EWART, A.J., 1898. On contact irritability. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, **15**, 187-242 et pl. 18-19.
FALLOT, J., 1955. Cultures de tissus de quelques espèces et variétés du genre *Vitis* et leur comportement. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **90**, 163-172.
— 1955. Cultures aseptiques de tiges de Vigne prélevées juste avant et pendant le repos hivernal. *ibid.* 173-181.
FERRI, M.G., 1951. Nuevas informaciones sobre la influencia de sustancias de crecimiento en el movimiento de las articulaciones de las hojas primarias de *Phaseolus vulgaris* L. *Phyton* (Argent.), **1**, (1) 13-27.
FIGDOR, W., 1915. Ueber die thigmotropische Empfindlichkeit der *Asparagus*-Sprosse. *Kaiserl. Ak. Wiss. Wien, Math-naturw. Kl., Sitzb.* Abt. 1, **124**, 353-375 et *Mitt. aus der biol. Versuchanstak der Kaiserl. Ak. der Wiss. Bot. Abt.* **13**.
— 1928. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung der *Bowiea volubilis* sowie die Vermehrung und den Bau ihrer Zwiebel. *Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl.*, Abt. 1, **137**, 45-54.
FISCHER, A., 1884. Untersuchungen über das Siebröhren-System der Cucurbitaceen, Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen, x + 109 p., et 6 pl., Borntraeger, Berlin.
FITTING, H., 1902. Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken (Vorläufige Mittheilung). *Ber. d. Dtsch. bot. Gesell.* **20**, 373-382.
— 1903. Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **38**, 545-634.
— 1904. Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei *Mimosa*. *Ibid.* **39**, 424-526.
— 1913. « Reizerscheinungen » (Tropismen). pp. 234-281 du t. **8** du *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, Fischer, Iena.
FLÜGEL, A., 1949. Die Gesetzmässigkeiten der endogenen Tagesrhythmik (beobachtet an den Blattbewegungen von *Phaseolus multiflorus*). *Planta*, **37**, (3), 337-375.
FOURNIER, P., 1946. *Les Quatre flores de la France, Corse comprise (Générale, alpine, méditerranéenne, littorale)*, 2e tirage, XLVIII + 1093 p., Lechevalier, Paris.
FREDERICQ, H., 1949. *Principes de Physiologie générale*, 4e éd., 467 p., Masson, Paris.
FREY-WYSSLING, A., 1953. *Submicroscopic morphology of protoplasm*, 2e éd., VIII + 411 p., Elsevier, Amsterdam.
FRIEDEL, J., 1912. Sur quelques *Lathyrus* volubiles à l'obscurité. *Bull. Soc. bot. France*, **59**, 56-58.
FRIMMEL, F., 1933. Die Belaubungsform der Kletterpflanzen. *Gartenschönheit*, **14** (10), 201-203.
FRITZSCHE, C., 1899. *Ueber die Beeinflussung der Circumnutation durch verschiedene Faktoren.*, 36 p., 16 pl. Phil. Diss. Leipzig.
FUKUDA, Y., 1932. Hygronastic curling and uncurling movement of the leaves of *Rhododendron micranthum* Turcz., with respect to temperature and resistance to cold. *Jap. J. Bot.*, **6**, 191-224.
GAD, J., 1880. Ueber die Bewegungserscheinungen an der Blüthe von *Stylidium adnatum* R. Br. *Verhandl. d. bot. Ver. der Provinz Brandenburg*, t. **21**, LXVI. Sitzung vom 30. Mai 1879, pp. 84-94.
GALSTON, A.W. and L. DALBERG, 1954. The adaptative formation and physiological significance of indoleacetic acid oxidase. *Am. J. Bot.*, **41**, 373-380.
GAUDICHAUD, C., 1836. Observations sur l'ascension de la sève dans une liane et description de cette nouvelle espèce de *Cissus*. *Ann. Sc. Nat.*, sept. 1836, 8 p.
— 1841. Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux. *Mém. Acad. Sc., Savants étrangers*, **8**, 130 p., 18 pl.
GAUSSEN, H., 1947. L'évolution pseudocyclique et la notion de surévolution, *Scientia*, **81**, 65-68.
GAUTHERET, R.J., 1944. *Notions générales de Génétique*. 2 vol. 152 et 157 p., Office de la Recherche Scientifique Coloniale, Paris.
GENTNER, G., 1904. Ueber den Bau und die Funktionen der Vorläuferspitze von *Dioscorea macroura*. *Ber. d. dt. bot. Ges.* **22**, 144-148.
— 1905. Ueber die Vorläuferspitzen der Monokotylen. *Flora*, **95**, 327-383 et pl. IX.
GERTZ, O., 1920. Untersuchungen über die Haustorienbildung bei *Cuscuta*. *Zbl. Bakter.*, II, **51**, 287-313.
GESSNER, F., 1956. Der Wasserhaushalt der Epiphyten und Lianen. pp. 915-950 du t. 3 du *Handbuch der Pflanzenphysiologie* (RUHLAND), Springer, Berlin.
GOEBEL, K., 1924. *Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. Ergänzungsband zur « Organographie der Pflanzen »*. 2e éd., x + 565 p., Fischer, Iena.

— 1928-1932. *Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen*, 3e éd. 3 vol., Fischer, Jena.

Gordon, S.A., 1954. Occurence, formation and inactivation of auxins. *Annual Rev. Plant Physiol.* **5**, 341-378.

Grabmann, H., 1921 a. Die Bewegungen der Windepflanzen. *Z. f. Bot.*, **13**, 337-393 et pl. IV-VI

— 1921 b. Die Ueberkrümmungsbewegungen der Ranken. *Jahrb. f. wiss. Botanik.*, **60**, 411-457.

— 1922. Die Fünfphasenbewegung der Ranken. *Ibid.*, **61** (2), 169-204.

— 1925. Untersuchungen über geotropische Reizstoffe. *Ibid.*, **64**, 201-248.

— 1926 a. Ueber die Gleichartigkeit der Bewegungen von Keimlingen und Ranken (Mit kinematographischen Vorführungen). *Ber. d. dt. bot. Ges.* **44**, (29)-(34).

— 1926 b. Die Bewegungen der Ranken und die Ueberkrümmungstheorie. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **65**, 224-278.

— 1927 a. Die Kreisbewegungen der Ranken- und Windepflanzen. *Die Naturwiss.*, **15**, 345-352.

— 1927 b. Passive Torsionen bei Keimlingen, Ranken und Windepflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **66**, 254-273.

— 1927 c. Die Ueberkrümmungsbewegungen etiolierten Keimpflanzen. *Ibid.*, **66**, 339-357 et pl. 10.

— 1928 a. Die Lateralwirkung bei den Windepflanzen. *Ibid.*, **68**, 46-78.

— 1928 b. Bemerkungen zur Windefrage. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **46**, 348-354.

— 1929. Das Winden und Ranken der Pflanzen. *Ergebnisse der Biologie*, **5**, 166-218.

— 1930. Die Tropistischen Krümmungen als Auswirkungen eines gestörten gleichgewichts. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **72**, 513-610.

— 1931. Zur Theorie der Tropismen. *Planta*, **15**, 407-413.

Grassé, P.P., 1935. *Parasites et parasitisme*, 2e éd., 224 p., Armand Colin, Paris.

Gray, A., 1858. Note on the coiling of tendrils. *Proceed. of the amer. Acad. of Arts. and Sc.*, **4** (1857-1860), 98-99. Résumé dans *The Edinburgh new philos. journal*, 1859, N.S., **10**, 306-307.

—. Darwin's movements and habits of climbing plants. *Am. J. of Sc. and Arts*, ser. 2, **40**, 273... et *Scientific papers of Asa* Gray *selected by Ch. S.* Sargent (1889), Univ. Press, Cambridge, t. **1**, 158-180.

—, 1873. Hugo von Mohl. *Am. J. Sc. Arts*, ser. 3 et *Scient. Pap.* **2**, 354-355.

—. Darwin's power of movement in plants. *Am. J. Sc. Arts*, ser. 3, **21**, 245... et *Scient. Pap.* **1**, 304-310.

—, 1882. Charles Darwin. *Proc. Am. Ac. Arts and Science*, **17**, 449... et *Scient. Pap.*, **2**, 425-436.

Cris, A., 1868. Sur le mouvement des étamines dans la Parnassie des Marais. *Compt. rend. Acad. Sc.*, **67**, 913-916.

Groot, G.J. de, 1938. On the mechanism of periodic movements of variation. *Rec. Trav. bot. néerl.*, **35**, 759-833.

Grossenbacher, K.A., 1939. Autonomic cycle of rate of exsudation of plants. *Am Journ. Bot.*, **26**, 107-109.

Guerrero, P.G., 1956. La estratificacion ficologica en la epibiosis Luso- Española. *Boletim da Soc. brot.*, sér. 2, **30**, 81-104 et pl. I-III.

Guillard, A., 1857. Note sur les vrilles des Cucurbitacées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **4**, 142-146.

Gundersen, A.J., 1910. *Recherches anatomiques sur les Caprifoliacées.* Thèse Sciences Paris, 80 p. et 4 pl., Jouve, Paris.

Günther, H., 1919. Das Schraubungsprinzip in der Natur. *Biol. Zlbl.*, **39**, 513-526.

Guttenberg, H. von, 1926. *Die Bewegungsgewebe*, v + 286 p., Borntraeger, Berlin, *in Handbuch der Pflanzenanatomie* (Linsbauer) 1. Abt., 2 Teil., Bd. 5, Lief. 18.

— 1934. Wachstum und Bewegung, II, Schlingpflanzen. *Fortsch. der Bot.* **3**, 205-206.

— 1938. Wachstum und Bewegung. *Ibid.*, **7**, 290-291.

— 1953. Wachstum und Bewegung. *Ibid.*, **14**, 481-511.

Haberlandt, G., 1908. Ueber den Einfluss des Schüttelns auf die Perzeption des geotropischen Reizes. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **26a** (1), 22-28.

— 1904 a. Die Sinnesorgane der Pflanzen. *Gesel. dtsch. Naturf. und Arzte, Verhandl. Allg. Teil.* (tirage à part de 18 p.).

— 1904 b. Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **22**, 105-119 et pl. 8.

— 1905. *Die Lichtsinnes organe der Laubblätter.* viii + 142 p. et 4 pl., Engelmann, Leipzig.

— 1906 a. Ein experimenteller Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **24** (7), 361-366.
— 1906 b. *Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize*, 2e éd., VIII + 207 p. et 7 pl., Engelmann, Leipzig.
— 1924, *Physiologische Pflanzenanatomie*, 6e éd., XVII + 671 p., Engelmann, Leipzig.
HAGERUP, O., 1930. Vergleichende morphologische und systematische Studien über die Ranken und andre vegetative Organe der Cucurbitaceen und Passifloraceen. *Dansk botanisk Arkiv.*, **6**, (8), 1-104.
HALE, M.E., 1952. Vertical distribution of Cryptogams in a virgin forest in Wisconsin. *Ecology*, **33**, 398-406.
HANDA, I., 1937. Anomalous secondary growth in *Bauhinia japonica* Maxim. *Jap. J. Bot.*, **9**, (1), 37-53 et pl. 2.
— 1938. Anomalous secondary growth in the axis of *Bauhinia Championi*, Benth., *ibid.*, **9**, (3), 303-311 et pl. 5.
HANSGIRG, A., 1887. Beiträge zur Kenntniss der Bewegungserscheinungen und der Organisation der Oscillarien, pp. 1-45 et pl. 1 de *Physiologische und algologische Studien*, IV + 188 p. et 4 pl., Borovy, Prag.
— 1890. Beiträge zur Kenntniss über die Verbreitung der Reizbewegungen und der nyctitropischen Variationsbewegungen der Laubblätter. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **8**, 355-364.
— 1904. *Pflanzenbiologische Untersuchungen nebst algologischen Schlussbemerkungen.* VIII + 240 p., Hölder, Wien.
HARMS, H., 1893. Ueber die Verwertung des anatomischen Baues für die Umgrenzung und Einteilung der Passifloraceae. *Botan. Jahrb. f. Syst.* (ENGLER), **15**, 548-633 et pl. 1.
HARRIS, T.M., 1956. Life forms as age indicators by H. Molholm Hansen. *New. Phytol.* **55**, 395.
HARTIG, R., 1889. *Lehrbuch der Baumkrankheiten.* VIII + 198 p. et 11 pl. Springer, Berlin.
HECKEL, E., 1874 a. Différenciation des mouvements provoqués et spontanés. Etude sur l'action de quelques agents réputés anesthésiques sur l'irritabilité fonctionnelle des étamines de *Mahonia*. *Compt. rend. Acad. sci.*, **78**, 856-858.
— 1874 b. De l'irritabilité fonctionnelle dans les étamines de *Berberis*. *Ibid.*, **78**, 985-988.
— 1874 c. Mouvement provoqué dans les étamines de *Mahonia* et de *Berberis;* conditions anatomiques de ce mouvement. *Ibid.*, **78**, 1162-1164.
— 1875. *Du mouvement végétal, nouvelles recherches anatomiques et physiologiques sur la motilité dans quelques organes reproducteurs des Phanérogames.* 164 p. 4 pl. Thèse Fac. Sci. Montpellier.
— 1876 a. Du mouvement périodique spontané dans les étamines des *Saxifraga sarmentosa, umbrosa geum, acanthifolia* et dans le *Parnassia palustris;* des relations de ce phénomène avec la disposition du cycle foliaire. *Compt. rend. Acad. Sci.*, **82**, 346-348.
— 1876 b. Du mouvement dans les poils et les laciniations foliaires du *Drosera rotundifolia* et dans les feuilles du *Pinguicula vulgaris* (extrait). *Ibid.*, **82**, 525-526.
— 1878. Des relations que présentent les phénomènes de mouvement propres aux organes reproducteurs de quelques Phanérogames avec la fécondation croisée et la fécondation directe. *Ibid.*, **87**, 697-700.
— 1879. (Même titre). *Bull. Soc. bot. Provence*, avril 1879, 33-47 (cité d'après HECKEL *in* DARWIN 1882, 228-229).
HEIM, R., 1937. Parasitisme et prétendue symbiose chez les végétaux. *L'Encyclopédie française*, **5**, section A, chap. 4, pp. 1-7.
HENDRICKS, H.V., 1919. Torsion studies in twining plants. *Bot. Gaz.*, **68**, 425-440.
— 1923. Torsion studies in twining plants. II. *Ibid.*, **75**, 282-297.
— 1940. Klinostat studies in twining plants. *Am. J. Bot.*, **27**, 195-198.
HÉRAIL, J., 1885. Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones. *Ann. Sc. nat.*, sér. 7, **2**, 203-314 et pl. XV-XX.
HERBERT, D.A., 1928. Nutritional exchange between lianas and trees. *Proc. Roy. Soc. Queensland*, **39**, 115-118.
— 1954. Enclosing of vines by trunks of rain forest trees. *Univ. of Queensland Papers, Department of Botany*, **3**, (1), 3-7.
HESSE, G. und H. SCHILDKNECHT, 1956. Bewegungshormone bei *Mimosa pudica*. *Angew. Chem.*, **68** (2), 75.

HOCHREUTINER, G., 1896. Etude sur les Phanérogames aquatiques du Rhône et du Port de Genève. *Rev. gén. Bot.*, **8**, 90-110, 158-167, 188-200, 249-265 et pl. VII.

HOFMEISTER, W., 1860. Ueber die Beugungen saftreicher Pflanzentheile nach Erschütterung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **2**, 237-266.

— 1862. Ueber Spannung, Ausflussmenge und Ausflussgeschwindigkeit von Säftenleben der Pflanzen. *Flora*, **45** (N. S. **20**), 97-108, 113-120, 138-152, 170-175.

— 1874. Ueber die Bewegungen der Fäden der *Spirogyra princeps* (Vauch.) Link. *Jareshefte des Vereins für vaterl. Naturkunde in Württemberg*, **30**, 211-226.

HOLDSWORTH, M., 1956. Leaf movements and the Tagesrhytmik explanation of photoperiodism *Nature*, **177**, (4514), 845-846.

HOLLENBERG, G.J., 1936. A study of *Halicystis ovalis*. II. Periodicity in the formation of gametes. *Am. J. Bot.*, **23**, 1-3.

HOSSEUS, C.C., 1903. *Ueber die Beeinflussung der autonomen Variationsbewegungen durch einige äussere Faktoren*. Inaug. Diss. Leipzig, 73 p., et 4 pl. H. T., O. Leiner, Leipzig.

HOVELACQUE, M. 1888 a. Caractères anatomiques généraux de la tige des Bignoniacées. *Bull. Soc. Etudes scient. Paris*, 11e année, 1er semestre 1888, 7 p.

— 1888 b. *Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchacées et Utriculariacées*, Masson, Paris, Thèse Sc. Paris, 765 p.

HUGUES, P. et M., FERRET, 1952. Comportement et rendement de diverses espèces et variétés de Vesces. *Bull. techn. Inf. Minist. Agr.*, **70**.

HULL, H.M., F.W. WENT and N. YAMADA, 1954. Fluctuations in sensitivity of the *Avena* test due to air pollutants. *Plant Physiology*, **29**, 182-187.

HUTCHINS, R.E., 1955. Dodder, a Vampire Plant. *Natural History*, **65**, (7), 378-381.

HUTCHINSON, J., 1926. *The families of flowering plants. I. Dicotyledons arranged according to a new system based on their probable phylogeny*. MacMillan, London.

IRMISCH, Th., 1857. Ueber die Keimung und die Erneuerungsweise von *Convolvulus sepium* und *C. arvensis*, sowie über hypokotylische Adventivknospen bei krautartigen phanerogamen Pflanzen, *Bot. Ztg.*, **15**, colonnes 433-443, 449-462, 465-474, 489-497 et pl. VIII.

JACQUES-FÉLIX, H., 1946. Une source de confusion : le sens de l'enroulement des tiges volubiles. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **93**, 240-242.

— 1947. Ignames sauvages et cultivées du Cameroun. *Rev. intern. Bot. appl. Agr. trop.*, **27**, 119-133.

JANSE, J.M., 1927. Eine neue Einteilung der Pflanzenbewegungen. *Flora*, **122** (N.F., **22**) 1-32.

JOST, L., 1913. *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, 3e éd., XVI + 760 p. Fischer, Jena.

— und G. von UBISCH, 1926. Zur Windefrage. *Sitzber. heidelb. Akad. Wiss.*, Abh., **8**, 3-18.

JUSSIEU, A. de, 1841. Extrait d'une Monographie de la famille des Malpighiacées, *Compt. rend. Acad. Sc.*, **12**, 545-564.

— 1843. Monographie des Malpighiacées. *Archives du Musum*, **3** (cité d'après HABERLANDT, 1924).

KABSCH, W., 1861. Anatomische und physiologische Untersuchunden über einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. *Bot. Ztg.*, **19** (47?), pl. 13 et 14, (48), col. 353-358, **19** (50), col. 369-375.

— 1862. Ueber die Einwirkung verschiedener Gase und des luftverdünnten Raumes auf die Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. *Ibid.*, **20**, 341-348 et 353-361.

KAHL, H., 1951. Ueber den Einfluss von Schüttelbewegungen auf Struktur und Funktion des pflanzlichen Plasmas. *Planta*, **39**, (4), 346-376.

KALMUS, H., 1934. Ueber die Natur der Zeitgedächtnisses der Bienen. *Z. f. vergl. Physiol.* Abt. C., **20**, 405-419.

— 1938. Tagesperiodisch verlaufende Vorgänge der Stabheuschrecke (*Dixippus morosus*) und ihre experimentelle Beeinflussung. *Ibid.*, **25**, 494-508.

KAMIYA, N., NAKAJIMA, H., and S. ABE, 1957. Physiology of the motive force of protoplasmic streaming. *Protoplasma*, **48** (1), 94-112.

KANGA, P.M. and R.H., DASTUR, 1927. Physiological anatomy of the irritable organs of some climbing plants. *Ann. of Bot.*, **41** (164), 671-675 et pl. XXIX.

KILLIAN, C., 1955. Observations et expériences sur le *Linaria sagittata*. *Bull. Inst. Désert Egypte*, **5**, (1), 5-8.

KLEINHOONTE, A., 1932. Untersuchungen über die autonomen Bewegungen der Primärblätter von *Canavalia ensiformis* DC. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **75**, 679-725.

KLEITMAN, N., 1949. Biological rhythms and cycles. *Physiological Reviews*, **29**, 1-30.

KNIGHT, T.A., 1812. On the motions of the tendrils of plants, in a letter to the right Hon. Sir Joseph BANKS, Bart. K. B. P. R. S., *Philosoph. transact. of the royal soc. London*, part II, 314-320.

KNUTH, R., 1924. *Dioscoreaceae*. 387 p., n° IV/43 de *Das Pflanzenreich* d'A. ENGLER, Engelmann, Leipzig.

— 1930. *Dioscoreaceae*. pp. 438-462 du t. 15 a des *natürl. Pflanzenfamilien*, Engelmann, Leipzig (cité d'après SCHAEDE 1939).

KOCH, L., 1874. Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuteen. *Bot. Abh. aus dem Gebiet der Morph. u. Physiol.* (HANSTEIN), **2** (3), 1-137 et pl. I-IV.

— 1880. *Die Klee- und Flechsseide* (Cuscuta epithymum *und* C. epilinum). *Untersuchungen über deren Entwicklung, Verbreitung und Vertilgung*, **4**, IV + 191 p., 8 pl., Winters, Heidelberg.

— 1893. Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **25**, 380-488 et pl. XV-XXII.

KOHL, F.G., 1884. Beitrag zur Kenntniss des Windens der Pflanzen. *Jahrb. für wiss. Bot.*, **15**, 327-360 et pl. XVI.

— 1894. Die Mechanik der Reizkrümmungen. VI + 94 p., Elwert, Marburg.

KOHNLEIN, J. und H. FENSE, 1932. Sechsjährige Versuche über die Erzeugung von Leguminösensaatgut durch Beisaat zu Hafer. *Z. Acker-Pflanzenbau.* **95** (3), 345-52.

KOLKWITZ, R., 1895. Beiträge zur Mechanik des Windens. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **13**, 495-517 et pl. XL.

— 1896. Ueber die Krümmungen bei den Oscillariaceen. *Ibid.*, **14**, 422-431 et pl. 24.

— 1922 a. Phanerogamen (Blütenpflanzen). *Pflanzenforschung*, **1**, 1-54.

— 1922 b. *Pflanzenphysiologie, Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen einschliesslich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde*, 2e éd., VI + 304 p., Filcher, Jena.

KONING, H.G., 1933. *Het winden der Slingerplanten*. Proefschrift Univ. Utrecht, 75 p., Schotanus, Utrecht.

KRAUS, C., 1879. Beiträge zur Kentniss der Bewegungen wachsender Laub- und Blüthenblätter. *Flora*, **62**, 65-94.

KRAUS, G., 1867. Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen. *Bot. Ztg.*, **25**, 105-119, 121-126, 129-133 et 137-142.

KRAUSE, E., 1936. Haptotropismus und Transpirationskrümmung bei Keimlingen, Ranken, und anderen Kontaktempfindlichen Organe. *Beitr. z. Biol. der Pfl.* (COHN) **24**, 150-190 et *Diss.* Univ. Breslau.

KÜCHLER, A.W., 1949. A physiognomic classification of vegetation. *Ann. Ass. am. geogr.*, **39**, 201-210.

KÜSTER, E., 1908. Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie. *Progressus Rei bot.*, **2**, 445-558.

LAGRÈZE-FOSSAT, A., 1855. Note sur un mode de multiplication du *Convolvulus septum*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **2**, 145-147.

LAIBACH, F., 1933. Wuchsstoffversuche mit lebenden Orchideen pollinien. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **51** (8), 336-340.

LA RIVIÈRE, H.C.C., 1921. L'épaississement des tiges du *Vitis lanceolaria* Wall. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, **31**, 141-166 et pl. XXV-XXVIII.

LARSEN, P., 1951. Formation, occurence and inactivation of growth substances. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* **2**, 169-198.

— 1955. Growth substances in higher plants, pp. 565-625 du t. 3 de K. PAECH und M.V. TRACEY, *Moderne methoden der Pflanzenanalyse*, 4 vol., Springer, Berlin.

LAURENT, A., et A., MAGNIN, 1917. (Déformation des tiges par le chèvrefeuille). *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, **29** (1914-16 paru 1917), p. 31.

LECLERC DU SABLON, A.M. Recherches sur l'enroulement des vrilles. *Ann. Sc. nat.*, sér. 7., *Bot.*, **5**, 5-50 et pl. I-III.

LEGEAY, 1914 *Contribution à l'étude anatomique des* Lonicera. Thèse Univ. Paris (Pharm.), 109 p., 2 pl., Declume, Lons.

LEINWEBER, F.J., 1956. Ueber die Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge bei der endogenen Tagesrhythmik von *Phaseolus*. *Z. f. Bot.*, **44**, (4), 337-364.

LE MAOUT, E. et J., DECAISNE, 1876. *Traité général de Botanique descriptive et analytique*, 2e éd., X + 766 p., Firmin Didot, Paris.

LENGERKEN, A. von, 1885. Die Bildung der Haftballen an den Ranken einiger Arten der Gattung *Ampelopsis*. *Bot. Ztg.*, **43**, colonnes 337-346, 353-361, 369-379, 385-393, 401-411 et pl. IV.

LÉON, I., 1858. Recherches nouvelles sur la cause du mouvement spiral des tiges volubiles. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **5**, 351-356, 610-614, 624-629 et 679-685.

LEREDDE, C., 1955. Le mouvement chez les plantes. *Naturalia*, n° **20**, 30-36.

LESTIBOUDOIS, T., 1857. De la vrille des Cucurbitacées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **4**, 744-756.

— 1873. Sur quelques lianes anomales. *Compt. rend. Acad. Sc.*, **76**, 754-757.

LÉVY, P., 1869. Notes sur les lianes. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **16**, 279-285.

LILIENSTERN, M., 1928. Physiologische Untersuchung äber *Cuscuta monogyna* Wahl. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **46**, 18-26.

LINK, G.R., 1845. Ueber einige Lianenstämme aux Südamerika. *Flora*, **27** (N.S., 3e année, **2**), 557-558.

LINSBAUER, K., 1924. Zur Analyse der Rankenbewegungen (Vorläufige Mitteilung). *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **42**, 338-390.

— 1925. Zur Analyse der Rankenbewegungen. *Planta*, **1**, 187-240.

— 1930. *Die Epidermis*, VIII + 284 p., 1. Abt., 2. Teil, Bd. 5 du *Handbuch der Pflanzenanatomie*, Borntraeger, Berlin.

LISK, H., 1924. Cellular structure of tendrils. *Bot. Gaz.*, **78**, 85-102.

LÖFFLER, B., 1913. Ueber den Entwicklungsgang einer *Banisteria chrysophylla* Lam. und Regeneration des Gipfels bei Windepflanzen. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **31**, 472-482 et pl. 19.

— 1915. Entwicklungsgeschichtliche und vergleichend anatomische Untersuchung des Stammes und der Uhrfederranken von *Bauhinia* (*Phanera*) spec. *Denkschr. der k. Ak. der Wiss., Math.-Naturw. Kl.* (Wien), **91**, 1-17 et pl. 1-3.

— 1919. Experimentelle Untersuchungen über Regeneration des Gipfels und Kontaktempfindlichkeit bei Windepflanze (2. Mitteilung). *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **37**, 6-24.

— 1923. Ueber den Klettervorgang und die Entwicklung von Winde- und Rankenpflanzen. *Biol. Zlbl.*, **43**, 453-474.

LOO, S.W., 1946. Cultivation of excised stem tips of Dodder in vitro. *Am. J. Bot.*, **33**, 295-300.

LOOMIS, E.J. and A. GRAY, 1880. Automatic movement of the frond of *Asplenium trichomanes*, *Bot. Gaz.*, **5**, 27 et 43.

LOOMIS, W.E. and C.A., SHULL, 1937. *Methods in plant physiology*, 472 p., Mc Graw-Hill, New-York et London.

LOTAR, H.A., 1888. *Essai sur l'anatomie comparée des organes végétatifs et des téguments séminaux des Cucurbitacées*, Thèse Pharm. Paris, 222 p., Danel, Lille.

LUDWIG, W., 1932. *Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen mit einem Anhang Rechts-Links-Merkmale der Pflanzen.* XI + 496 p., *Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere*, t. **27**, Springer, Berlin.

LUND, E.J., 1947. *Bioelectric fields and growth.* Univ. Texas Press.

LUTZ, F.E., 1938. The Insect glee club at the microphone. *Natural History*, **42**, 338-345 et 378.

LUTZ, H.J., 1943. Injuries to trees caused by *Celastrus* and *Vitis*. *Bull. Torrey bot. Club.*, **70**, (4), 436-439.

MACAIRE, 1847. Note sur les vrilles du *Tamus communis*, Bibl. univ. de Genève, pp. 167-173 (cité d'après DUCHARTRE, 1885, p. 526).

MCCORMICK, J., 1957. Book Reviews. Life forms as age indicator, MOLHOLM HANSEN, 1956. *Bull. Torrey bot. Club*, **84** (4), 318-320.

MACDOUGAL, D.T., 1892. The tendrils of *Passiflora coerulea*. I. Morphology and Anatomy. *Bot. Gaz.*, **17**, 205-212 et pl. 14.

— 1893 a. The tendrils of *Passiflora coerulea*. II. External phenomena of irritability and coiling, *ibid.*, **18**, 123-130 et pl. 10.

— 1893 b. Inter-twining of tendrils, *Ibid.* **18**, 396-397.

— 1895. Irritability and movements in plants. *Popular Science Monthly* (cité d'après FITTING, 1903).

— 1896 a. The physiology of tendrils. *Bot. Clbl.*, **66**, (5-6), 145-146.

— 1896 b. The mechanism of curvature of tendrils. *Ann. of Bot.*, **10**, 373-402 et pl. XIX.

— 1896 c. Ueber die Mechanik der Windungs- und Krümmungsbewegungen der Ranken, Vorläufige Mittheilung. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **14**, 151-154.

— 1898. A contribution to the physiology of tendrils. *Bull. Torrey bot. Club.*, **25**, 65-72. « A preliminary notice of this paper was read before the Indiana Academy of Science, December 30, 1897 ».

— 1903. The influence of light and darkness upon growth and development. *Mem. N. Y. bot. Garden*, **2**, I-XIII et 1-319; résumé in *Bot. Clbl.*, **92**, 296.

— and W.A., CANNON, 1910. The conditions of parasitism in plants. *Carnegie Institute of Washington, publication*, **129**, 60 p., et 10 pl.

MACDOUGAL, W.B., 1941. *Plant Ecology*, 285 p., Kimpton, London.

MCINTYRE, A.R., 1949. Le curare. *Endeavour*, **8** (29), 32-37.

MCNAB. *Trans. bot. Soc. Edinburgh*, **2**, 292 (cité par MACDOUGAL 1892).

MAGNIN, A., 1894. Florule adventice des Saules têtards de la région lyonnaise. *Ann. Soc. bot. Lyon*, **19**, (1893-1894). *Notes et Mémoires*, 97-142 et pl. I à V.

MAIGE, A., 1898. Influence de la lumière sur la forme et la structure des rameaux de la Vigne Vierge et du Lierre terrestre. *Compt. rend. Acad. Sci.*, **127**, 420-423.

— 1900. *Recherches biologiques sur les plantes rampantes*. Thèse Sciences Paris, VI + 117 p. et 4 pl. H. T., Masson, Paris et *Ann. Sc. nat. Bot.*, sér. 8, **11**, 249-364, pl. V-VIII.

MAILLEFER, A., 1913. Nouvelle étude expérimentale sur le géotropisme et essai d'une théorie mathématique de ce phénomène. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* sér. 5, **48** (177), 411-537.

MANGENOT, G., 1946. In : A. GUILLERMOND et G. MANGENOT, *Précis de Biologie végétale*, X + 1110 p. Masson, Paris.

MANN, A., 1894. *Was bedeutet « Metamorphose » in der Botanik?* Diss. München, 40 p., Höfling, München.

MARCHAL, E. et V. LATHOUWERS, 1950. *Eléments de Physiologie végétale, les bases scientifiques de la phytotechnie*, XV + 343 p., Duculot, Gembloux.

MARTENS, P., 1940. Mouvement protoplasmique et relief de la paroi cellulaire. *La Cellule*, **48** (3), 249-258, et *Trav. biol. Inst. Carnoy* (Louvain), **34**.

MARTIN, N.M., 1938. Some observations on the epiphytic Moss flora of trees in Argyll. *J. of Ecol.*, **26**, 82-95.

MASSART, J., 1902. Sur l'irritabilité des plantes supérieures. *Mém. couronnés Acad. roy. Belgique*, coll. in-8°, **62**, (1), IV + 60 p. (I. L'équilibre réactionnel chez les végétaux, 1-34; II. L'inégale croissance en épaisseur des *Ficus* grimpants et de quelques autres plantes, 35-50; III. Les racines aériennes des *Ficus* grimpants, 51-60).

— 1923. *Eléments de biologie générale et de botanique*, t. 2, XI + 407 p., Lamretin, Bruxelles.

MASTERS, M.T., 1871. Contributions to the natural history of the *Passifloraceae*. *Trans. linn. Soc. London*, **27** (4), 593-645 et pl. 64-65.

MATHEY, A., 1906. Traité d'exploitation commerciale de Bois, t. 1, 488 p., Laveur, Paris.

MATTHEWS, H.D., 1942. On the stridulation of insects. *Science*, N.S. **95**, 324-325.

METCALFE, C.R. and L., CHALK, 1950. *Anatomy of the Dicotyledons, leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on économic uses*, 2 vol., LXIV + 1500 p., Clarendon Press, Oxford.

METTENIUS, G., 1847. Einige Beobachtungen über den Bau der Bignonien. *Linnaea, ein Journal für die Botanik*, **19**, (= Beiträge zur Pflanzenkunde **3**), 567-582 et pl. VIII.

METZNER, P., 1931. Bewegungen der Pflanzen, pp. 946-961 du T. I de la 2e éd. du *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, Fischer, Jena.

MEUWIS, A.L. and M.J., HEUTS, 1957. Temperature dependence of breathing rate in Carp. *Biol. Bull.*, **112** (1), 97-107.

MICHAELIS, H., 1936. Untersuchungen über das Wachstum und die Krümmung der Ranken. *Planta*, **25**, 206-239.

MIÈGE, J., 1950. Caractères du *Dioscorea minutiflora* Engl. *Rev. intern. Bot. appl. Agric. trop.*, **30** (333-334), 428-432.

— 1952 (non publié). *Contribution à l'étude systématique des* Dioscorea *ouest-africains*. Thèse Sc. Paris , 266 p., 14 pl.

MIEHE, H., 1915. Beiträge zum Windeproblem. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **56**, 668-688.

MILBRAED, J., 1908. *Stylidiaceae*, 98 p., 4e partie, n° 278, du *Pflanzenreich* d'A. ENGLER, Engelmann, Leipzig.

MILLER, E.C., 1938. *Plant physiology with reference to the green plant*, 2e éd., 4e impr., XXXI + 1201 p., Mc Graw-Hill, New-York and London.

MIRANDE, M., 1900. *Recherches physiologiques et anatomiques sur les Cuscutacées* et Thèse Sc. Lille. *Bull. scient. Fr. Belg.*, **34**, 1-280; pl. I-XVI.

—, 1905. Recherches sur le développement et l'anatomie des Cassythacées. *Ann. Sc. nat.*, sér. 9, *Bot.* **2**, 181-285.

MYIAWAKI, A., 1956. Quantitative und morphologische Studien über die ober- und unterirdischen Stämme von einigen Krautarten. *Bot. Mag.* (Tokyo), **69** (820-821), 481-488.

MÖBIUS, M., 1899. Ueber Bewegungsorgane an Blattstielen. *Botanische Untersuchungen S. Schwendener zum 10. Februar 1899 dargebracht*, 37-62 et pl. III.

MOENS, P., 1956. Ontogenèse des vrilles et différenciation des ampoules adhésives chez quelques végétaux (*Ampelopsis, Bignonia, Glaziovia*). *La Cellule*, **57** (3) et *Trav. biol. de l'Inst. J.B. Carnoy*, Louvain, n° **68**, 371-401 et pl. I-VI.

MOHL, H., 1827. *Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, eine gekrönte Preisschrift*, VIII + 152 p. et 13 pl., H. Laupp. Tübingen.

MOLHOLM HANSEN, H., 1956. *Life forms as age indicators*, 50 p., A. Rasmussens Bogtrykkeri, Ringkjobing.

MOLISCH, H., 1898. Ueber das Ausfliessen des Saftes aus Stammstücken von Lianen. *Stitzb. Ak. Wiss. Wien*, Abt. 1, **107**, 977-994.

— 1920. *Populäre biologische Vorträge*, Fischer, Jena (cité d'après GESSNER, 1956).

— 1929. *Die Lebensdauer der Pflanze*, VIII + 168 p., Fischer, Jena.

— und BIEBL, R., 1949. *Botanische Versuche ohne Apparat, ein Experimentierbuch für jeden Pflanzenfreund*, XI + 174 p., Fischer, Jena.

MÖLLER, E., 1929. Zur Analyse der Blattbewegungen von *Coleus*. *Planta*, **7**, 72-99.

MOLLIARD, M., 1908. Cultures saprophytiques de *Cuscuta monogyna*. *Compt. rend. Acad. Sci.*, **147**, 685-687.

MORREN, C., 1837 a (Mouvement et anatomie du *Stylidium graminifolum*). *Acad. Roy. Bruxelles, Bull.*, **4** (8), 358.

— 1837 b. Notes sur la catalepsie des *Dracocephalum austriacum* et *moldavicum*. *Ibid.*, **4** (9), 391-397.

— 1837 c. (Anatomie et mouvement des *Stylidium graminifolium* et *corimbosum*). Ibid., **4** (10), 433-434.

— 1837 d. Recherches sur le mouvement et l'anatomie du *Stylidium graminifolium*. *Nouv. Mém. de L'Acad. roy. de Bruxelles*, **11**, 22 p., 1 pl. (cf. DUMORTIER).

— 1838. (Recherches sur le *Stylidium adnatum*). *Acad. roy. Bruxelles, Bull.*, **5** (4), 184.

— 1841. Recherches sur le Mouvement et l'anatomie des étamines du *Sparmannia africana*. *Nouv. Mém. Ac. R. Sc., B.-L. Bruxelles*, **14**, 42 p., 1 pl.

— 1842. Recherches sur le mouvement et l'anatomie du labellum du *Megaclinium falcatum*. *Ibid.*, **15**, 22 p., 1 pl. Cf. aussi *Ann. Sc. nat.* sér. 2, **19**, *Bot.* (1843), 91-106.

MORREN, E., 1875. La théorie des plantes carnivores et irritables. *Bull. Acad. roy. Sc. L. et Art. de Belgique*, sér. 2, **40** (12), 1040-1096.

MOSHKOV, B.S., 1956. (L'influence de la photopériode sur les mouvements des feuilles de Haricots). *Biofizika*, **1** (4), 334-340 (en russe; analyse en français : *Bull. sign. C.N.R.S.*, **18**-136684).

MULLENDERS, W., 1947. L'origine du phloème interxylémien chez *Stylidium* et *Thunbergia*. Etude anatomique *La Cellule*, **51** (1), 7-48 et pl. I-VII.

MÜLLER, F., 1866. Ueber das Holz einiger um Desterro wachsenden Kletterpflanzen. *Bot. Ztg.*, **24**, 57-65, 65-69 et pl. III.

— 1867. Notes on some of the climbing-plants near Desterro in South Brazil. *J. Linnean Soc. (Botany)*, **9**, 344-349 et pl. 9.

— 1870. Die Bewegung des Blüthenstieles von *Alisma*. *Jenaische Zeitsch. f. Medicin und Naturw.*, **5**, 133-137.

— 1882-1883. Zweigklimmer. *Kosmos*, **12**, 321-329 et pl. I.

MÜLLER O., 1887. Untersuchungen über die Ranken der Cucurbitaceen. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* (COHN), **4**, 97-144 et pl. V-VII.

NATZMER, G. VON, 1955. *Les secrets du monde vivant*, 314 p., Plon, Paris, traduit par H. DAUSSY de *Lebensgebeimnisse der Natur*.

NAUDIN, C., 1847. Remarques au sujet des observations de M. le Dr CLOS relatives aux vrilles de Cucurbitacées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **4**, 109-111.

NEGER, Fr.W., 1913. *Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Bionomie)*, XXIX + 775 p., Enke, Stuttgart.

NEITSCH, E., 1923. Die morphologische Natur der Ranken der Cucurbitaceen. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis, Beihefte*, **18**, 1-50 et pl. I-VII.

NETOLITZKY, F., 1932. *Die Pflanzenhaare*, VIII + 253 p., 1. Abt., 2. Teil, Bd. IV du *Handbuch der Pflanzenanatomie* (LINSBAUER), Borntraeger, Berlin.

NETTO, L., 1863. Sur la structure anormale des tiges des lianes. *Ann. Sc. nat.*, sér. 5, *Bot.*, **6**, 317-322.

NEWCOMBE, F.C., 1913. Sensitive life of *Asparagus plumosus*. A morphophysiological study. *Beih. z. Botan. Centralbl.*, **31**, 1re partie (« 1913 », paru 1914), 13-42.

— 1915. Das Verhalten der Windepflanzen in der Dunkelheit. *Jahrb. für wiss. Bot.*, **56**, 511-528.

NIENBURG, W., 1911. Die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen, *Flora* **102**, 117-146 et pl. IX et X.

NOLL, F., 1885. Ueber rotirende Nutation an etiolirten Keimpflanzen, vorläufige Mittheilung. *Botanische Zeitung*, **43**, colonnes 664-670.

— 1886. Bemerkung zu SCHWENDENER's Erwiderung auf die WORTMANN' sche Theorie des Windens. *Ibid.*, **44**, colonnes 738-740.

— 1892. *Ueber heterogene Induktion Versuch eines Beitrags zur Kenntnis der Reizerscheinungen der Pflanzen*, 60 p., Engelmann, Leipzig.

— 1894-1908. « Physiologie » *in* : *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*, 1e à 9e éd., Fischer, Jena.

— 1895. Winden der Schlingpflanzen. *Verhandl. des naturhist. Ver. d. preuss. Rheinlandes*, **52**, A15-A17. (cf. *Sitzb. der niederrheinischen Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn*, cité par BIETZ).

— 1896 a. Das Sinnesleben der Pflanzen. *Ber. über die senqkenbergische naturf. Ges. in Frankfurt a. M.*, 89 p.

— 1896 b. Voir *in* BIETZ (1896).

— 1901. Neue Versuche über das Winden der Pflanzen. *Sitzungsber. der niederrhein Ges. f. Natur. u. Heilkunde zu Bonn*, 2. Hälfte, A, 92-100.

NOZERAN, R., 1952. L'inflorescence et l'appareil de fixation des Passifloracées. *Recueil Trav. Lab. Bot. Géol. Zoo. Fac. Sc. Univ. Montpellier Série Botanique*, fasc. **5**, 54-62.

NULTSCH, W., 1957. Die Bewegung der Diatomeen. *Mikrokosmos*, **46** (10), 220-227.

NYSTERAKIS, F., 1949. Sur la grande sensibilité du test « vrille » à l'hétéroauxine. *Compt. Rend. Acad. Sc.*, **229**, 527-529.

—, 1951. Rôle de l'organe traité par l'hétéroauxine dans le déclanchement d'une courbure. *Ibid.*, **232**, 1005-1007.

— 1951. Quelques observations sur l'action de l'acide β-indole-acétique appliqué sur les vrilles de vigne. *Compt. rend. Soc. Biol.*, **145**, 1749-1752.

OBATON, Mlle M., (en prép.). *Les lianes à structure anormale des forêts denses d'Afrique Occidentale*.

OCHSNER, F., 1927. Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz (insbesondere der schweizerischen Mittellandes). *Jahr. der St-Gall. naturw. Gesellsch.*, **63**, 2. Teil, 1-108.

OLTMANNS, F., 1892. Ueber photometrische Bewegungen der Pflanzen. *Flora*, **75**, 183-266.

ORR, M.Y., 1923. The leaf glands of *Dioscorea macroura* Harms. *Notes R. bot. Gard. Edinburgh*, **14**, 57... (cité d'après SCHAEDE).

— 1926. On the secretory organs of the Dioscoreaceae. *Ibid.*, **15**, 133-146 et pl. CCXV.

ORTH, R., 1942. Ueber den morphologischen Wert der *Smilax*-Ranken. *Bot. Arch.*, **44**, 70-101.

PALM, L.H., 1827. *Ueber das Winden der Pflanzen, eine botanisch-physiologische Abhandlung, welche von der medicinischen Facultät der Universität Tübingen im Jahr* 1826 *als Preisschrift gekrönt wurde*. VIII + 104 p., 3 pl. et 2 tableaux h. t., Löflund, Stuttgart.

PALMÉN, E., 1955. Diel periodicity of pupal emergence in natural conditions of some Chironomids (Diptera). *Ann. zool. Soc. zool. bot. fenn. Vanamo.*, **17** (3), 1-30.

— 1956. Periodic emergence in some chironomids, an adaptation to nocturnalism. *in* : *Bertil Hanström zool. Pap.*, 248-256.

PARES (Y.) et J., RUAT, 1953. Observations sur le trichome des Rubiacées et des Loganiacées. *Rec. Trav. Lab. Bot. Géol. Zool. Fac. Sci. Univ. Montpellier*, Sér. *Bot.*, **6**, 127-133.

PARULEKAR, N.K., 1955. Stem anatomy of Convolvulaceae. *Proc. indian Sci., Congr.*, n° 3, 229.

PEIRCE, C.J., 1893. On the structure of the haustoria of some phanerogamic parasits. *Ann. of Bot.*, **7**, 291-327.

— 1894. A contribution to the physiology of the genus *Cuscuta*. *Ibid.*, **8**, 53-118 et pl. 8, et thèse Univ. Leipzig.

PENHALLOW, D.P., 1886 a. Tendril movements in *Cucurbita maxima* and *C. Pepo*. *Am. J. Sci.*, sér. 3, **31**, 46-57, 100-114, 178-189 et pl. 5.

— 1886 b. Mechanism of movement in *Cucurbita*, *Vitis* and *Robinia*. *Proceed. and Transact. roy. Soc. of Canada*, t. **4**, section 4, article VI, pp. 49-83 et pl. 3-5.

Penzig, O., 1920-1923. *Pflanzen Teratologie systematisch geordnet*, 2e éd., 3 vol., Borntraeger, Berlin.

Petritschek, K., 1953. Ueber die Beziehungen zwischen Geschwindigkeit und Elektrolytgehalt des aufsteigenden Saftstromes. *Flora*, **140**, 345-385.

Pfeffer, W., 1875. *Die periodischen Bewegungen der Blattorgane*. Leipzig, 176 p., 4 pl.

— 1877. *Osmotische Untersuchungen : Studien zur Zell-Mechanik*, Leipzig.

— 1885. Zur Kenntnis der Kontaktreize. *Unters. aus dem bot. Inst. z. Tübingen*, **1** (4), 483-535.

— 1912. *Physiologie végétale, étude des échanges de substance et d'énergie dans la plante*, t. II, *échanges d'énergie*. trad. sur la 2e éd. par J. Friedel, 900 p., Steinheil, Paris.

— 1916. Ueber die Verbreitung der haptotropischen Reaktionsfähigkeit und das Wesen der Tastreizbarkeit. *Ber. über die Verh. d. königl. sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig, math.-phys. Kl.*, **68**, 93-120.

Pfeiffer, H., 1923. Anatomische Untersuchungen an der griechischen Baumschlinge *Periploca Graeca* L. (*P. maculata Moench*). *Schriften d. Vereinig v. Freunden d. Mikrosk.*, **1**, 1-4.

— 1926. *Das abnorme Dickenwachstum*, xii + 273 p., II. Abt., 2 Teil. Bd IX, du *Handbuch der Pflanzenanatomie* (Linsbauer), Borntraeger, Berlin.

Phillips, E.A., 1951. The associations of bark-inhabiting Bryophytes in Michigan, *Ecological Monographs*, **21** (4), 301-316.

Phillips, O.P., 1904. A comparative study of the cytology and movements of the Cyanophyceae. *Contrib. from the bot. Lab. Univ. of Pennsylvania*, **2** (3), 237-335, pl. XXIII-XXV (Reprint from *Trans. and Proceed. bot. soc. Pennsylvania*), et thèse Univ. of Pennsylvania (1903).

Pilet, P.E., 1953. *Les Mouvements des végétaux*, 128 p., *Que sais-je?* n° **569**, Presses Universitaires de France, Paris.

— 1955. Auxines-oxydases et péroxydases dans les racines du *Lens culinaris* Med. *Actes Soc. helvet. Sc. nat.*, 1955, 133-134.

— 1956. Activité des auxines-oxydases dans les fragments de carotte cultivés in vitro. *Comp. rend. Acad. Sci.*, **243**, 1141-1143.

— 1957 a. Variations de l'activité des auxines-oxydases dans les racines du *Lens*. *Experienta*, **13** (1), 35.

— 1957 b. Activité des auxines-oxydases et vieillissement des tissus. *Compt. rend. Acad. Sc.*, **245**, 371-373.

— 1957 c. Dosage photocolorimétrique de l'acide β-indolyl-acétique : application à l'étude des auxines-oxydases. *Rev. gén. Bot.*, **64**, 106-122.

— 1957 d. Distribution des groupes sulfhydryles (-SH), activité des auxines oxydases et teneur en auxines des racines du *Lens*. *Physiologia Plantarum*, **10**, 708-727.

— 1957 e. Action of maleic hydrazide on in vivo auxin destruction. *Ibid.*, **10**, 798-801.

— 1957 f. Aspect biochimique du vieillissement des tissus végétaux. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* (sous presse).

— 1957 g. Action de l'acide β-indolyl-acétique, à diverses températures, sur la croissance des racines et la formation des radicelles du *Lens*. *Phyton* (Argentine), **8** (1), 13-20.

— et L., Baillaud, 1957. Activité des auxines-oxydases et circumnutation des tiges du *Phaseolus multiflorus*. *Compt. rend. Acad. Sci.*, **244**, 1530-1531.

— and A.W., Galston, 1955. Auxin destruction, Peroxidase activity and Peroxide genesis in the roots of *Lens culinaris*. *Physiologia plantarum*, **8**, 887-898.

— and F.W., Went, 1956. Control of growth of *Lens culinaris* by temperature and light. *Am. J. Bot.*, **43** (3), 190-198.

Pirson, A., 1955. Stoffwechselperiodizität bei Grünalgen. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **68**, (6)-(7).

Pittendrigh, C.S., 1954. On temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*. *Proceed. nat. Acad. Sc. U.S.A.*, **40**, 1018-1029.

Poli, A., 1924. Fusti volubili : dextrorso e sinistrorso. *Annali di Botanica*, **16**, (3), 297-307.

Polonovski, M., Boulanger, P., Machebœuf, M. et J. Roche, 1952. *Biochimie médicale*, 5e éd., 813 p., Masson, Paris.

Prain, D. and I.H. Burkill, 1918. A synopsis of the Dioscoreas of the Old World, Africa excluded, with descriptions of new species and of varieties. *J. and Proceed. of the asiatic Soc. of Bengal*, N.S. **10** (1), 5-41.

PRAT, H., 1945. Les gradients histo-physiologiques et l'organogenèse végétale. *Contrib. Inst. bot. Univ. Montréal*, n° **58**, 151 p.

PRECHT, H., 1955. *Wechselwarme Tiere und Pflanzen*, 1e partie, pp. 1-77 de *Temperatur und Leben* de H. PRECHT, J. CHRISTOPHERSEN et H. HENSEL, 12 + 514 p., Springer, Berlin.

PRILLIEUX, E., 1868. Etude sur les courbures que produisent les secousses sur les jeunes pousses des végétaux. *Ann. Sc. nat.*, sér. 5, *Bot.*, **9**, 248-266.

PRINGSHEIM, E.G., 1912. *Die Reizbewegungen der Pflanzen*, VIII + 326 p., Springer, Berlin.

QUANTIN, A., 1949. Les mouvements révolutifs des vrilles de Passifloracées. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, **52** (1946-48, paru 1949), 61-66.

— 1950 a. Les mouvements révolutifs des vrilles simples de Légumineuses. *Ibid.*, **53**, 59-64 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, **5**, *Bot.* (**1**), 29-34.

— 1950 b. Contribution à l'étude de la nutation des vrilles simples de Légumineuses. *Ann. sci. Univ. Besançon*, **5**, *Bot.* (**2**), 7-16.

— 1951. La nutation des vrilles de Passifloracées en présence de tuteurs. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, **54**, (1950) 91-100 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, **6-7** (1951-1952) *Bot.*, (**2**) 45-54.

— 1952 a. Contribution à l'étude de la nutation des vrilles de Passifloracées. *Ann. scient. Univ. Besançon*, **6-7**, *Bot.* (**1**) 11-15.

— 1952 b. Nouvelle contribution à l'étude des mouvements révolutifs des vrilles simples de Légumineuses. *Ann. sci. Univ. Besançon*, **6-7**, *Bot.* (**1**), 17-23.

— 1952 c. Note préliminaire sur les mouvements des vrilles ramifiées de Légumineuses. *Ann. scient. Univ. Besançon*, **6-7**, *Bot.* (**1**), 25-28.

QUÉVA, C., 1894. *Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées*. Thèse Sc. Lille, 457 p., 16 pl.

RACIBORSKI, M., 1900. Ueber die Verläuferspitze. *Flora*, **87**, 1-45 (Analyse dans *Bot. Ztg.*, **58**, 2e partie, colonnes 156-158).

RAO, P.K., 1954. Tidal rhythmicity of rate of water propulsion in *Mytilus* and its modifiability by transplantation. *Biol. Bull.*, **106**, 353-359.

RASPAIL, F.V., 1837. *Nouveau système de physiologie végétale et de botanique fondé sur les méthodes d'observation qui ont été développées dans le nouveau système de chimie organique*. T. I, XXXII + 599 p., Baillière, Paris.

RATCHINSKY, S., 1857. Notice sur quelques mouvements opérés par les plantes sous l'influence de la lumière. *Bull. Soc. imp. Nat. Moscou*, **30** (3), 221-248, pl. II et III.

RAUNKIAER, C., 1903. Biologiske Typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overleve ugunstige Arstider. Comm. à la séance du 3.12.03 de la Soc. bot. du Danemark, résumé dans *Botanisk Tidsskrift*, **26**, (1), p. XIV (1904).

— 1905. Types biologiques pour la géographie botanique. *Oversigt over det kong. danske Vidensk. Selsk. Forhandl., Bull. Acad. roy. Sc. L. Danemark.*, n° **5**, 347-437.

— 1907. *Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien, Kobenhavn.*

— 1908. Livsformernes Statistik som Grundlag for biologisk Plante geografi. *Botanisk Tidsskrift*, **29** (1), 42-83. Trad. en allemand : Statistik der Lebensformen als Grundlag für die biologische Pflanzengeographie. *Beih. z. bot. Clbl.*, **27** (2. Abt.), 171-206 (1910).

— 1916. Om Bladstorrels ens An vendelse i den biologiske Plantegeografi. *Botan. Tidsskr.*, **34**, 5 (cité d'après BRAUN-BLANQUET).

— 1918 a. Recherches statistiques sur les formations végétales. *Det Kgl. Danske Vidensk. Selskap. Biol. Medd.*, **1** (3), 3-80.

— 1918 b. Ueber das biologische Normalspektrum. *Ibid.*, **1**, (4), 3-18.

— 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography, being the collected papers of* C. RAUNKIAER, 632 p., Clarendon Press, Oxford.

— 1936. The life-form spectrum of some Atlantic islands. *C. Raunkiaer botaniske Studier*, fasc. 6 (article 10), 249-328.

— 1937 a. Life-form, genus area, and number of species. *Ibid.* fasc. **5** (article 13), 343-356.

— 1937 b. Some botanical investigations in Tunis. *Ibid.*, fasc. **5** (article 16), 399-419.

RAWITSCHER, F., 1924. Beiträge zum Windeproblem. *Zeitsch. f. Bot.*, **16**, 1-34.

— 1926. Ueber das Windeproblem. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **44**, pp. (34)-(42) et pl. (1).

— 1927. Weitere Beiträge zum Windeproblem (Vorläufige Mitteilung). *Ibid.*, **45**, 646-653.

— 1929. Weitere Beiträge zur Kenntnis des Kreisens und Windens der Pflanzen. *Z. f. Bot.*, **21**, 545-614.

— 1930. Bewegungsstudien an *Asparagus plumosus*. *Ibid.*, **23**, 537-569.
— 1932. Compte rendu de : « GRADMANN, H., Passive Torsionen bei Keimlingen, Ranken und Windepflanzen (*Jahr. f. wiss. Bot.* 1927, **46**, 254) ». *Z. f. Bot.*, **20**, 217-222.
— 1932 b. *Der Geotropismus der Pflanzen*, VIII + 420 p., Fischer, Jena.
REHDER, A., 1903. Synopsis of the genus *Lonicera*. *Missouri bot. Garden, Annual Report*, **14**, 27-232 et pl. 1-20.
REIMANN, B., 1957. Pulsierende, kontraktile Vakuolen bei *Stauroneis phoenicenteron* Ehrenberg. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **70**, 167-169.
REINBERG, A., et J., GHATA, 1957. *Rythmes et cycles biologiques*, 128 p., *Que sais-je?* n° **724**, Presses Universitaires de France, Paris.
REISS, E., 1934. Tonische Wirkungen der Schwerkraft. *Planta*, **22**, 543-566 et Diss. Heidelberg.
RENNER, A., 1911. Experimentelle Beiträge zur Kenntnis des Wasserbewegung. *Flora*, **103**, 171-247.
REYNAUD-BEAUVERIE, M.A., 1936. *Le milieu et la vie en commun des plantes, notions pratiques de phytosociologie*, 237 p. *Encyclopédie biologique*, t. **14**. Lechevalier, Paris.
RICHARDS, P.W., 1952. *The tropical Rain-Forests, an ecological study*. XVIII + 450 p. et 15 pl. h. t., University Press, Cambridge.
RIEDE, W., 1921. Untersuchungen über Wasserpflanzen. *Flora*, **114**, 1-18.
RIMMER, F., 1884. Ueber die Nutationen und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen. *Sitzb. d. kaiserl. Akad. d. Wiss., Math.-Naturw. Cl.*, (*Wien*), **89**, 1. Abth., 393-422 (et *Arbeiten des pflanzenphysiol. Inst. der Wiener Univ.*, **28**).
RIPPEL-BALDES, A., 1946. Parasitismus-Symbiose-Domestikation. *Die Naturw.*, **33**, 305-311.
RODIER, E., 1877. Sur les mouvements spontanés et réguliers d'une plante aquatique submergée, le *Ceratophyllum demersum*, *Compt. rend. Acad. Sc.*, **84**, 961-963.
RODRIGUE, A., 1894. Contribution à l'étude des mouvements spontanés et provoqués des feuilles des Légumineuses et des Oxalidées. *Bull. Soc. bot. France.*, **41**, (sér. 3, **1**), pp. CXXVIII-CXXXIV.
ROSKAM, A., « 1924 ». La structure des tiges grimpantes comparées à celle des tiges dressées. *Acad. roy. de Belgique, Cl. des Sciences Mém.* coll. in 8°, sér. 2, **8**, (9), 1-53 (séance du 17 août 1925).
ROTHERT, W., 1894. Ueber Heliotropismus. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* (COHN), **7** (1), pp. V-VIII et 1-212.
ROULET, Ch., 1894. Recherches sur l'anatomie comparée du genre *Thunbergia* Lin. fil. *Diss. Univ. Genève* et *Bull. Herbier Boissier*, **2** (4-5), 259-326 et 342-383.
ROYER, Ch., 1869. Essai sur le sommeil des plantes. *Ann. Sc. nat.*, sér. 5, *Bot.* **9**, 345-379.
— 1881. *Flore de la Côte d'Or, avec déterminations par les parties souterraines*, t. 1, 364 p. Savy, Paris.
RUFELT, H., 1954. Influence of growth substances on the geotropic response of roots. *Physiologia Plantarum*, **7**, 141-156.
RUGE, U. und D., LIEDTKE, 1951. Zur periodischen Keimbereitschaft einiger Malven-Arten. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **64**, 141-150.
RUINEN, J., 1953. Epiphytosis, a second view on epiphytism. *Annales bogorienses*, **1** (1950-54), 101-158 et pl. V-XIII.
RUSSELL, W., 1890. Recherches sur la vrille des Passiflores. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **37**, 189-191.
— 1893. Les mouvements des plantes. *Bull. des Sc. nat.*, oct. 1893, 17 p.
RUTGERS, A.A.L., 1912. The influence of temperature on the geotropic presentation time. *Rec. Trav. bot. néerl.*, **9**, 1-123.
SACHS, J., 1857. Ueber das Bewegungsorgan und die periodischen Bewegungen der Blätter von *Phaseolus* und *Oxalis*. *Bot. Ztg.*, **15**, col. 793-802, 809-815, pl. 12 et 13.
— 1863. Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. *Ibid.*, **21**, 2. Beilage (n° 31-33), 1-30.
— 1865. Wirkung des Lichts auf die Blüthenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. *Ibid.*, **23**, 117-121, 125-131, 132-139 et pl. 5.
— 1873. Ueber Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel. *Flora*, 56e année (N.S. 31e année), 321-331.
— 1874. *Traité de Botanique conforme à l'état présent de la science*, traduit de l'allemand sur la 3e éd. et annoté par Ph. Van TIEGHEM, 1120 p., Savy, Paris.
— 1882. Notiz über Schlingpflanzen. *Arb. bot. Inst. Würzburg*, **2**, 719-722.
— 1887. *Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie*, 2e éd., XII + 991 p., Engelmann, Leipzig.

— 1892. *Histoire de la Botanique du XVI^e siècle à 1860*, trad. par H. DE VARIGNY, XVI + 584 p., Reinwald, Paris.

SAINT-PIERRE, G. de, 1854. Mémoire sur le phénomène de la divulsion chez les végétaux. *Compt. rend. Acad. Sci.*, **38**, 95-98.

— 1855. (Observation après la communication de A. LAGRÈZE FOSSAT) *Bull. Soc. bot. Fr.*, **2**, 147-148.

SALAGEANU, N., 1945. Ueber die elastische und plastische Dehnbarkeit von windenden Sprossen und deren Rolle beim Windevorgange. *Acad. roumaine, Bull. Sect. scient.*, **27** (3), 306-323.

— 1946. Sur la plasticité et l'élasticité des tiges de plantes volubiles. *Ibid.*, **28** (7), 487-500.

— 1948. Sur la répartition de l'auxine dans les tiges des plantes volubiles. *Acad. Rép. pop. roumaine, Bull. Sect. scient.*, **30** (10), 674-694.

SALKOWSKI, E., 1883. Zur kenntnis der Eiweissfäulnis, I, *Zeitsch, physiol. Chemie*, **8**, 417-466.

— 1885. Ueber das Verhalten der Skatolkarbonsäure im Organismus, *ibid.*, **9**, 23-33.

SATO, I., 1956. Studies on the Georeactions shown in the axes of some herbaceous plants. *Jap. Journ. Bot.*, **15**, (2), 249-269.

SAXTON, W.B., 1922. Autonomous movements in *Eleiotis soraria*. *J. Ind. Bot.*, **3**, 72-78 (cité d'après STILES).

SAYEEDUD-DIN, M., 1953. Observations on the anatomy of some of the Convolvulaceae. *Proc. indian Acad. Sci.*, Sect. B., **37** (3), 106-109.

SCHAEDE, R., 1939. Die Bakteriensymbiose von *Dioscorea macroura*. *Jahrb. für viss. Bot.*, **88**, 1-21.

— 1948. *Die pflanzliche Symbiose*, 2^e éd. Iena.

SCHAEFFER, A.A., 1927. Spiral movement in Amoebas. *Anatomical Record.*, **34**, 115.

SCHELLENBERG, H.C., 1899. Zur Entwicklungsgeschichte des Stammes von *Aristolochia sipho*. L'Hérit. pp. 301-320 et pl. 12 des *Botanische Untersuchungen* S. SCHWENDENER *zum* 10 *Februar* 1899 *dargebracht*, 470 p. et 14 pl., Borntraeger, Berlin.

SCHENCK, H., 1892. Beiträge zur Biologie der Lianen, *Botanische Mittheilungen aus den Tropen herausgegben von* A.F.W. SCHIMPER, fasc. **4**, XV + 253 p. et 7 pl.

— 1893 a. Beiträge zur Anatomie der Lianen. *Ibid.* fasc. **5**, XIV + 271 p. et 12 pl.

— 1893 b. Ueber den Einfluss von Torsionen und Biegungen auf das Dickenwachsthum einiger Lianenstämme. *Flora*, **77**, 313-326 et pl. V-VI.

— 1895. Ueber die Zerklüftungsvorgänge in anomalen Lianensämmen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **27**, 581-612 et pl. XX-XXI.

— 1912. Lianen. Pp. 176-185 du t. 6 du *Handwörterbuch der Naturwissenschaften* Fischer, Jena.

SHIRLEY, J. and C.A. LAMBERT, 1918. The stems of climbing plants. *Proc. linn. Soc. New South Wales*, pp. 600-609 et pl. *XL-XLVI*.

SCHMID, E., 1956. Die Wuchsformen der Dikotyledonen. Vorläufige Mitteilung. *Bericht über das geobot. Forschungsinstitut Rübel in Zürich für das Jahr 1955*, 38-50.

SCHMID, G., 1918. Zur kenntnis der Oscillarienbewegung. *Flora*, **111**, 327-379.

SCHMIDT, A., 1924. Histologische Studien an phanerogamen Vegetationpunkten, *Bot. Arch.*, **8**, 345-404.

SCHNEE, L., 1939. *Ranken und Dornen*. 24 p. *Handbuch der Pflanzenanatomie* (LINSBAUER), **9**, Borntraeger, Berlin.

SCHNEIDER, A., 1897. The phenomena of symbiosis. *Minnesota botanical studies*, article 49, pp. 923-948.

SCHOLANDER, P.F., LOVE, W.E. and J.W KONWISCHER, 1955. The rise of sap in tall grape-vines. *Plant Physiol.*, **30**, 93-104.

— RUUD, B. and H. LEIVESTAD, 1957. The rise of sap in a tropical liana. *Ibid.*, **32** (1), 1-6

SCHÖN, W.J., 1955. Periodische Schwankungen der Photosynthèse und Atmung bei *Hydrodictyon*. *Flora*, **142**, 347-380.

SCHRANK, A.R., 1944. Relation between electrical and curvature responses in the *Avena* coleoptile to mechanical stimuli. *Plant. Physiol.*, **19**, 198-211.

— 1950. Plant tropisms. *Annual Rev. Plant Physiol.*, **1**, 59-74.

— 1953. Effect of inorganic ions and their conductances on geotropic curvature of the *Avena* coleoptile. *Ibid.*, **28**, 99-104.

SCHWABACH, E., 1898. Ueber die Vorgänge bei der Sprengung des mechanischen Ringes bei einigen Lianen. *Bot. Clbl.*, **76**, 353-361.

SCHWENDENER, S., 1881. Ueber Bas Winden der Pflanzen. *Monastsber. d. k. preuss Akad. d. Wiss. Berlin*, 1077-1112 et *Ges. bot. Mitth.*, 1898, t. **1**, (XVI), 401-436 et pl. II.

— 1882. Zur Kenntniss der Schraubenwindungen schlingender Sprosse, Erwiderung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* (PRINGSHEIM) **13**, 372-376 et *Gesam. bot. Mitth.* t. **1**, 436-440.

— 1886. Zur Wortmann'schen Theorie des Windens. *Sitzb. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin*, **2**. Halbband, 663-672 et *Gesam. bot. Mitth.*, t. **1** (18), 441-453.

— 1898. Ueber die Formveränderung eines cyclindrischen Organs in Folge ungleicher Längenzunahme dreier, ursprunglich, longitudinal gestellter Zonen. *Sitzungsber. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin*, 1re partie, **12**, 172-175.

SCOTT, B.I.H., 1957. Electric oscillations generated by plantroots and a possible feedback mechanism responsible for them. *Austr. J. biol. Sci.*, **10** (2), 164-179 et pl. 1.

SCOTT, D.H., 1891. On some points in the anatomy of *Ipomaea versicolor* Meissn. *Ann. of Bot.*, **5** (18), 173-180 et pl. XII-XIII.

SEIFRIZ, W., 1955. The physical chemistry of cytoplasm. T. 1, pp. 445-471 du *Handbuch* der *Pflanzenphysiologie* de W. RUHLAND, Springer, Berlin.

SIERP, H., 1942. Physiologie, 2e section de la 1re partie (pp. 154-288) du *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*, 21e éd., Fischer, Iena.

SIMONS, E.A., 1898. Comparative studies on the rate of circumnutation of some flowering plants. *Publ. Univ. Pennsylvania*, N.S., n° **5**, *Contrib. from the bot. Laboratory*, **2** (1), 66-79.

SINNOTT, E.S. and I.W., BAILEY, 1914. Investigations on the phylogeny of Angiosperms : n° 4. The origin and dispersal of herbaceous Angiosperms. *Ann. of. Bot.*, **28**, (112), 546-600 et pl. 39-40.

SMITH, B.E., 1934. A taxonomic and morphological study of the genus *Cuscuta*, Dodders, in North Carolina. *J. Elisha Mitchel sc. Soc.*, **50**, 283-302.

SMITH, E.P., 1927. The anatomy and propagation of *Clematis*. *Trans. bot. Soc. Edimburg*, **20**, 17-26 et pl. II-III.

— 1928. A comparative study of the stem structure of the Genus *Clematis*, with special reference to anatomical changes induced by vegetative propagation. *Trans. roy. Soc. Edinburg*, **55**, 643-664 et pl. 1-2.

SMITH, G.M., 1950. *The fresh-water algae of the United States*, 2e éd., VII + 719 p., Mc Graw-Hill, New-York.

SNOW, R., 1942. Torsions and their analysis. *New Phytologist*, **41**, (1), 1-12.

— 1945. Further experiments on torsions of leaves. *Ibid.*, **44**, 70-82.

— 1946. The direction of torsion and the changes of shape in leaves fixed distally or completely. *Ibid.*, **45**, 25-33.

— 1947. Torsions induced by auxin. *Ibid.*, **46**, 1-4.

— 1950. On the interpretation of geostrophic and auxin torsions. *Ibid.*, **49** (2), 145-154.

SOLEREDER, H., 1895. *Loganiaceae*, pp. 19-50 de la 2e partie du t. 4 de *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (ENGLER und PRANTL), Engelmann, Leipzig.

— 1898-1908. *Systematische Anatomie der Dicotyledonen, ein Handbuch für Laboratorien der Wissenschaftlichen und angewandten Botanik*. 4 livraisons et 1 supplément, Enke, Stuttgart.

SOLMS-LAUBACH, 1867. Ueber den Bau und die Entwicklung parasitischer Phanerogamen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* (PRINGSHEIM), **6**, 509-638 et pl. 32-39.

SPERLICH, A., 1915. Gesetzmässigkeiten im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulse. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **56**, 155-196.

— 1926. *Die Absorptionsorgane der phanerogamen Parasiten*, IV + 52 p., t. 9, 13e livraison du *Handbuch der Pflanzenanatomie* de LINSBAUER, Borntraeger, Berlin.

SPIRE, C., 190 . *Contribution à l'étude des Apocynées; en particulier des lianes indo-chinoises*. VII + 189 p. et 36 pl., Challamel, Paris; Thèse Sc. Paris et *Trav. Lab. Mat. méd. Ec. Pharm.* **2**.

SPISAR, 1910. Beiträge zur Physiologie der *Cuscuta Gronovii* Willd. *Ber. d. d. bot. Ges.*, **28**, 329-334.

STÅLFELT, M.G., 1921. Studien über die Periodizität der Zellteilung und sich daran anschliessende Erscheinungen. *Kungl. Svenska Vetenskapsak. Handl.*, **62**, (1), 114 p. et Thèse Stockholm.

— 1946. The influence of light upon the viscosity of protoplasm. *Arkiv för Botanik.*, **33**A (4), 1-17.

STARK, P., 1915. Untersuchungen über Kontaktreizbarkeit. I. Experimente mit etiolierten Keimlingen. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **33**, 389-409.

— 1916. Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **57**, 189-320.
— 1917. Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. *Ibid.*, **57**, 461-552.
— 1918 a. Ueber die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes bei den haptotropischen Reaktionen von Koleoptilen und Keimstengeln. *Ibid.*, **58**, 459-473.
— 1918 b. Das Resultantengesetz beim Haptotropismus. *Ibid.*, **58**, 475-524.
— 1922 a. Studien über traumatotrope und haptotrope Reizleitungsvorgänge mit besonderer Berücksichtig der Reizübertragung auf fremde Arten und Gattungen. *Ibid.*, **60**, 67-134.
— 1922 b. Weitere Untersuchungen über das Resultantengesetz beim Haptotropismus (mit besonders Berücksichtigung physiologisch nicht radiärer Organe). *Ibid.*, **61**, 126-167.
— 1927. Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Licht neuerer Erfahrungen. *Erg. Biol.*, **2**, 1-94.
Stiles, W., 1950. *An introduction to the principales of plant physiology.* x + 701 p., Methuen, London.
Stocker, O. und H., Ross, 1956. Reaktions- und Restitutionsphase der Plasmaviskosität bei Dürre- und Schüttelreizen. *Die Naturwiss.*, **43** (12), 283.
Stoppel, R., 1910. Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Oeffnen und Schliessen einiger Blüten. *Z. f. Bot.*, **2**, 369-453.
Strasburger, E., 1891 a.(Bau von *Wistaria sinensis*, eine Liane aus der Familie der Leguminosen), pp. 196-197 de *Histologische Beiträge, III, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen*, Fischer, Jena, 22 + 1000 p., 5 pl. H. T.
— 1891 b. (Verhalten anderer Lianen), *ibid.*, 197-198.
Takhtajan, A.L., 1954. Quelques problèmes de la morphologie évolutive des Angiospermes. *Ac. Sc. U. R. S. S., Soc. bot. U. R. S. S., Essais de Bot.*, **2**, 779-793. (en russe : 765-778).
Tammes, P.M.L., 1938. Movement of water in tropical lianas. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, **48**, 1-9 et pl. I.
Tang, Y.W. and J., Bonner, 1947. The enzymatic inactivation of indoleacetic acid. I. Some characteristics of the enzymes contained in pea seedlings. *Arch. of Biochem. and Biophys.*, **13**, 11-25.
Tassi, A., 1857. Note sur les vrilles des Cucurbitacées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **4**, 322-324.
Tchouproff, Mlle O., 1895. Quelques notes sur l'anatomie systématique des Acanthacées. *Bull. Herb. Boissier*, **3**, 550-560.
— 1897. Etude sur les causes qui déterminent le fractionnement du bois axial, chez *Mendoncia schomburgkiana* Nees, et sur l'origine et le développement des tissus cicatrisants. *Bull. Herbier Boissier*, sér. 4, fasc. 5, 326-366, et thèse Genève 1898.
Teodoresco, E.C., 1925 a. Observations sur la nutation révolutive des tiges volubiles et ses rapports avec les mouvements d'enroulement. *Ann. Sci. nat.*, sér. 10, *Bot.*, **7**, 445-642.
— 1925. La volubilité à l'obscurité. *Rev. gén. Bot.*, **37**, 212-274.
— 1942. Nouvelles observations sur la volubilité à l'obscurité. *Ann. sci. Univ. Jassy*, sect. 2 (Sc. nat.) **28** (1), 84-130.
Thimann, K.V. et P., Chouard, 1956. Les facteurs de la croissance cellulaire végétale; les auxines, pp. 77-115 de « *Les facteurs de la croissance cellulaire* », Masson, Paris.
Thomas, M., 1956. *Plant Physiology*, 4e éd., xii + 692 p. Churchill, London.
Toman, M., 1955. Teorie pohybu Oscillatorii. *Prace II. Sek. slov. Akad. Vied. Ser. Biol.*, **1** (9), 24 p., (Résumé anglais) - (analyse : Bull. signal. C.N.R.S., **18**-106517).
Tonkoff, W., 1894. Ueber die Blattstielschwellungen bei *Atragene alpina* L. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **12**, 40-48 et pl. 3.
Toriyama, H., 1955. Observational and experimental studies of sensitive plants. V. The development of the tannin vacuole in the motor cell of the pulvinus. *Bot. Mag.* **68** (805-806), 203-208.
Trabucchi, C., 1947. I « mediatori chimici » e la motilita delle piante. *Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, **23**, 605-607.
— 1948. I mediatori chimici e la motilita delle piante. *Arch. Sci. biol. ital.*, **32**, 278-290.
Treub, M., 1883. Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, **3**, 44-73 et pl. VII-XII.
— 1883. Observations sur les plantes grimpantes du Jardin botanique de Buitenzorg. *Ibid.*, **3**, 160-183 et pl. XXV-XXVII.
Treviranus, L.C., 1847. Ueber einige Arten anomalischer Holzbildung bei Dicotyledonen. *Bot. Ztg.*, **5**, colonnes 377-381 et 393-401.
Troll, W., 1937-1939. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*, Borntraeger, Berlin.

— 1955.Ueber den morphologischen Wert der sogenannten Vorläuferspitze von Monokotylenblättern, Ein Beitrag zur Typologie des Monokotylenblattes. *Beitr. z. Biol. der Pflanzen*, **31**, 525-558.

TRONCHET, A., 1935. Observation vitale des ponctuations tactiles des vrilles de *Bryonia dioica*. *Compt. rend. Acad. Sci. Paris*, **201**, 1141-1143.

— 1936. Observations sur les ponctuations tactiles des Cucurbitacées. *Rev. Cytol. et Cytophys. végét.*, **2**, 55-67.

— 1938 a. Excitation mécanique directe des cellules papilleuses des vrilles de *Eccremocarpus scaber*. *Compt. rend. Acad. Sci.*, **206**, 71-73.

— 1938 b. Sur les propriétés optiques des cellules papilleuses des vrilles de *Eccremocarpus scaber*. *Ibid.*, **206**, 367-368.

— 1938 c. Sur le rôle de certains éléments épidermiques des Bignoniacées. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 7e année (6), 156-163.

— 1938 d. Observations sur les papilles épidermiques hémisphériques ou lenticulaires des vrilles de *Eccremocarpus scaber*. *Rev. de cytol. et Cytophys. végét.*, **3**, 1-23.

— 1941. Sur les propriétés optiques des « ponctuations tactiles » des vrilles de Cucurbitacées. *Ann. Univ. Lyon, Sc. nat.*, Sect. C, fasc. 2, 15 p.

— 1942. Techniques pour l'étude des mouvements des vrilles. *Ann. Univ. Lyon*, sér. 3, *Sc. nat.*, 17 p.

— 1945. Le comportement des vrilles en présence de tuteurs. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **92**, 147-152.

— 1946 a. Sur l'existence de concordances dans les variations de cote de hauteur, de rayon effectif et de vitesse au cours de la nutation révolutive des vrilles. *Ann. Univ. Lyon, Sc. nat.*, 17 p.

— 1946 b. Suite de nos observations sur le comportement des vrilles en présence de tuteurs. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **93**, 13-19.

— 1954. Caractéristiques comparées de la croissance et du mouvement révolutif des vrilles et des tiges volubiles; intervention éventuelle d'un mécanisme hormonal. 8e *Congr. intern. de Bot., Paris 1954, Rapp. et Comm. parvenus avant le Congrès*, Section **11**, pp. 163-164.

— et Mme J., TRONCHET, 1944. Sur deux méthodes nouvelles de représentation et d'analyse du mouvement des vrilles. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, (1), 8-13 et (2), 19-28.

— et —, 1945 a. Remarques sur les variations de cote de hauteur et de vitesse dans le mouvement révolutif des vrilles. *Compt. rend. Acad. Sc.*, **221**, 427-428.

— et —, 1945 b. La nutation des vrilles est-elle influencée par les tuteurs? *Ibid.*, **221**, 451-453.

— et —, 1945 c. Sur la vitesse des vrilles. *Bull. men. Soc. linn. Lyon*, (9-10), 189-195.

— et —, 1946. Etude comparée du mouvement révolutif de tiges volubiles et de vrilles. *Ann. sci. Franche-Comté*, **1**, 57-69.

— et —, 1947. Remarques sur les oscillations de la cote de hauteur dans la nutation des vrilles. *Ibid.*, **2**, 3-13.

— et —, 1949. Sur la possibilité d'une influence des tuteurs sur le mouvement d'exploration des vrilles. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, **52** (1946-1948) 37-48.

— et —, 1950 a. Comparaison des nutations révolutives des branches de vrilles ramifiées. *Ann. sci. Univ. Besançon*, **5**, *Bot.* (**2**), 3-6.

— et —, 1950 b. Les mouvements révolutifs de la tige de Cuscute. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, (1949), **53**, 51-58 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, **5**, *Bot.* (**1**), 21-28.

— et —, 1951 a. Description schématique de la nutation révolutive des vrilles. *Compt. rend. Acad. Sci.*, **233**, 817-819.

— et —, 1951 b. Représentation schématique des révolutions d'une vrille. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, **54** (1950), 77-80 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, **6-7** (1951-52), *Bot.* (**2**), 31-34.

— et —, 1951 c. Nutation des vrilles ramifiées. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, **54**, (1950) 87-89 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, **6-7** (1951-52), *Bot.* (**2**), 41-43.

— et —, 1953 a. Présentation d'un abaque donnant les valeurs du rayon efficient et de la vitesse dans les mouvements révolutifs. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, **55** (1951, paru 1953) 71-75 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, **8**, *Bot.* (**2**), 71-75.

— et —, 1953 b. Observations sur la nutation de tiges volubiles détachées de la plante et temporairement privées d'eau. *Ibid.* et *ibid.*, 76-78.

—, Mme J. TRONCHET, et Mlle E. CRINQUAND, 1951. Sur deux modes de ralentissement dans le mouvement révolutif des vrilles. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, **54** (1950), 81-85 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, **6-7** (1951 paru 1952), *Bot.* (**2**), 35-39.

—, — et —, 1952. Nouvelles observations sur le mouvement révolutif des vrilles. *Ann. sci. Univ. Besançon*, **6-7**, *Bot.* (**1**), 1-9.

TRONCHET, Mme J., 1953. Quelques remarques sur la nutation de jeunes tiges de *Cuscuta*. *Ann. sci. Univ. Besançon*, **8**, *Bot.* (**1**), 28-32.
— 1954 a. Nutation de jeunes tiges de Cuscute en présence de tuteurs; observations suivies de contact. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, **56**, 75-79 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, sér. 2, *Bot.* (**2**).
— 1954 b. Données statistiques sur les modifications du mouvement révolutif de jeunes tiges de Cuscute paraissant liées à la mise en place d'un tuteur. *Ibid.*, 80-84.
— 1954 c. Le sens du mouvement révolutif des vrilles de Cucurbitacées. *Ann. sci. Univ. Besançon*, sér. 2., *Bot.* **1**, 11-17.
— 1954 d. Le mouvement de circumnutation libre des tiges volubiles est-il hélicoïdal? *Ibid.*, 19-24.
— 1955 a. Courbes de croissance, de nécrose et de rendement des plantules de *Cuscuta gronovii* Willd. cultivées sur sable mouillé à l'eau distillée. *Compt. rend. Acad. Sc.*, **240**, 1259-1261.
— 1955 b. Sur le redressement du « crochet » des plantules de *Cuscuta*. *Ibid.*, **241**, 635-637 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, sér. 2, *Bot.* n° **6**, 71-78.
— 1955 c. Croissance des plantules de *Cuscuta*. Marche de la croissance des plantules de *Cuscuta gronovii* sur sable mouillé à l'eau distillée. *Ann. sci. Univ. Besançon*, sér. 2., *Bot.* n° **6**, 51-57.
— 1955 d. Croissance et nécrose progressive des plantules de *Cuscuta* cultivées sans apport de substances nutritives. *Ibid.*, **6**, 59-70.
— 1956 a. Courbes de croissance et nécrose de plantules de *Cuscuta* dans le cas de croissance « forcée ». *Ibid.*, **8**, 43-50.
— 1956 b. Croissance comparée des plantules de *Cuscuta gronovii* cultivées dans des tubes verticaux obliques et horizontaux. *Compt. rend. Acad. Sc.*, **242**, 172-173.
— 1956 c. Un nouveau facteur de rendement dans la croissance des plantules de *Cuscuta gronovii* Willd; la hauteur de leur zone d'élongation au-dessus du substrat. *Ibid.*, **242**, 2658-2661.
— 1956 d. Rapport entre la croissance des plantules de *Cuscuta* et la hauteur de leur zone d'élongation au-dessus du substrat. *Ann. sci. Univ. Besancon*, sér. 2, *Bot.* n° **8**, 31-41. Résumé (même titre) : *Bull. Soc. fr. Physio. vég.*, **2** (2), 78-79, avec discussions de P. CHOUARD et A TRONCHET.
— 1956 e. Courbes de croissance et de nécrose des plantules de *Cuscuta gronovii* Willd dans le cas de croissance « inhibée ». *Ibid.* sér. 2, *Bot.* **8**, 51-62.
— 1957. Action de l'acide 2.4-dichlorophénoxyacétique à 0.2 % sur de jeunes plantules de *Cuscuta gronovii* Willd : élongation intense, géotropisme inversé et développement d'entre-nœuds. *Compt. rend. Acad. Sc.* **244**, 1811-1813.
— (sous presse). Mise en évidence de l'hydrotropisme des plantules de *Cuscuta gronovii* Willd.
TRÖNDLE, A., 1912. Bewegungen der Pflanzen, pp. 1103-1120 du T. I de la 1re éd. du *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*. Fischer, Jena. (cf. METZNER).
UEBELMESSER, E.R., 1954. Ueber den endonomen Tagesrhythmus der Sporangienträgerbildung von *Pilobolus*. *Archiv für Mikrobiologie*, **20**, 1-33.
ULE, E., 1904. *Epiphuten des Amazonsgebietes*, n° 1 de la 2e série des *Vegetationsbilder* de G. KARSTEN et H. SCHENCK, Fischer, Iena.
ULEHLA, V., 1920. Studien zur Lösung des Windeproblems. *Botaniska Notiser*, 1920, 1-30.
ULINE, E.B., 1898. Eine Monographie der Dioscoreaceen. *Botanische Jahrbücher für Syst., Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr.* (ENGLER), **25**, 126-165.
ULLRICH, H., 1951. Ueber die Prinzipien pflanzlicher Festigkeitsverhältnisse, insbesondere bei Holzpflanzen. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **64** (9), 275-283.
ULOTH, W., 1860. Beiträge zur Physiologie der Cuscuteen. *Flora*, N. S., (17), 257-278 et (18), 273-281 et pl. II et III.
UMRATH, K., 1929. Ueber die Erregungsleitung bei höheren Pflanzen. *Planta*, **7**, 174-207.
— 1934. Ueber die elektrischen Erscheinungen bei thigmischer Reizung der Ranken von *Cucumis Melo*, *Ibid.*, **23**, 47-50.
— 1937. Der Erregungsvorgang bei höheren Pflanzen. *Ergebnisse der Biologie*, **14**, 1-142.
VAN FLEET, D.S., 1957. Histochemical studies of phenolase and polyphenolase in the development of the endodermis in the genus. *Smilax*. *Bull. Torrey Bot. Club.*, **84** (1), 9-28.
VAN'T HOFF, J.H., 1898. *Leçons de Chimie physique professées à l'Université de Berlin*, trad. par M. CORVISY, 1re partie, *La Dynamique chimique*, 263 p., Hermann, Paris.
VAN TIEGHEM, P., 1891. *Traité de Botanique*, 2e éd., XXXI + 1855 p., Savy, Paris.
VARDAR, Y., 1955. The change of the plagiotropic position in the peduncles with their age and its relation with IAA. *Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul*, série B, **20** (3), 199-224 et pl. 1-3.
— 1956. Sleeping movements of *Tropaeolum* leaves. *Ibid.*, série B, **21** (3), 177-181 et pl. 1.

VELENOVSKY, J., 1913. *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*, 4. Teil (supplement), 224 p. et 2 pl., Rivnác, Prag.

VINCENT, 1916. (Déformation d'un rameau de Charme par le Chèvrefeuille). *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, **29**, (1914-16 paru 1917), p. 33.

VIRGIN, H.I., 1948. Changes in the viscosity of the cytoplasm of *Helodea densa* Casp. during continuous illumination. *Physiologia Plantarum*, **1**, 147-155.

VIRZI, T., 1930. Etudes sur les mouvements périodiques des feuilles chez les *Oxalis*, *Bull. Soc. bot. Genève*, sér. 2, **22**, 1-61.

VOSS, W., 1902. Neue Versuche über das Winden des Pflanzenstengels. *Bot. Ztg.*, **60**, 1re partie, 231-252 et pl. XI-XII.

VRIES, H. DE, 1874 a. Längenwachstum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken. *Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg*, **1** (3), 302-316.

— 1874 b. Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen. *Ibid.*, **1** (3), 317-342.

— 1879. Ueber die inneren Vorgänge bei den Wachsthumskrümmungen mehrzelliger Organe. Vorläufige Mittheilung. *Bot. Ztg.* **37**, colonnes 830-838.

— 1880 a. Over de bewegingen der ranken van *Sicyos*. *Verslagen en Mededelingen d. kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam*, sér. II, **15**, 51-174.

— 1880 b. Sur l'injection des vrilles comme moyen d'accélérer leurs mouvements. *Arch. néerl. d. sc. ex. et nat.*, sér. I, **15**, 269-294.

— 1880 c. Sur les causes des mouvements auxotoniques des organes végétaux. *Ibid.*, **15**, 295-312.

VUILLEMIN, P., 1889 (paru 1890). Antibiose et symbiose. *Assoc. fr. Avanc. Sc.* session **8**, 2e partie, 525-543 et pl. 16-17.

WAGER, H., 1909. The perception of light in plants. *Ann. of Bot.*, **22**, (XCI), 459-489 et pl. XXXI et XXXII.

WAHL, O., 1932. Neue Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z. vergl. Physiol. Abt. C.*, **16**, 529-589.

WARMING, E., 1901. Lovbladformer (1. Lianer, 2. Skovbundsplanter). *Oversigt over det kongelige danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger, Bull. Acad. roy. Sc. L. Dan. Copenhague*, n° 1, 3-41 (résumé français : Note sur les formes des feuilles, pp. 42-49).

— and M. VAHL, 1909. *Oecology of Plants, an introduction to the study of plant communities* (éd. angl. par P. GROOM et I.B. BALFOUR), XI-422 p. Clarendon, Oxford.

WEBERLING, F., 1957. Morphologische Untersuchungen zur Systematik der Caprifoliaceen. *Ak. d. Wiss. u. d. Lit., Abh. d. math.-naturw. Kl.*, (1), 1-50.

WEGENER, R., 1914. Untersuchungen über der Bau der Haftorgane einiger Pflanzen. *Beih. z. bot. Centralbl., Orig. Arb.*, **31**, 1re partie, 43-89.

WENT, F.A.F.C., 1895. Ueber Haft- und Naehrwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, **12**, 1-72 et pl. I à IX.

— 1907. Ueber Zwecklosigkeit in der lebenden Natur, *Biolog. Clbl.*, **27**, (9), 257-271.

WENT, F.W., 1953. The effect of temperature on plant growth. *Annual Rev. of Plant Physiol.*, **4**, 347-362.

WESTERMAIER, M. und H. AMBRONN, 1881. Beziehungen zwischen Lebensweise und Structur der Schling- und Kletterpflanzen. *Flora*, **64** (27), 417-430.

WETTSTEIN, R., 1935. *Handbuch der systematischen Botanik*, 4e éd., VIII + 1152 p., Deuticke, Leipzig-Wien.

WIESNER, J., 1878. Die undulirende Nutation der Internodien, ein Beitrag zur Lehre vom Längenwachsthum der Pflanzenstengel. *Sitzb. d. k. Ak. d. Wiss., Math.-Naturw. Cl.*, **77**, 15-54.

— 1881 a. *Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Eine kritische Studie über das gleichnamige Werk von* Charles DARWIN *nebst neuen Untersuchungen*, VI + 212 p., Hödler, Wien.

— 1881 b. *Elemente der Anatomie und Physiologie der Pflanzen.* X + 276 p., Hödler, Wien.

WIGAND, A., 1856. Einige Beispiele anomaler Bildung des Holzkörpers. *Flora*, **39**, 2e vol. (N.S., 14e année, **2**) (43), 673-681 et pl. VII.

WILDEMAN, E. DE, 1938 a. Des mouvements, durant leur développement de certains organes de végétaux supérieurs (Notes préliminaires). *Acad. roy. Belg., Bull. Cl. Sci.*, série 5, **24** (6-7), 408-420.

— 1938 b. Mouvements de certains organes de végétaux supérieurs (2e note). *Ibid.*, **24** (10), 617-620.

— 1940. Mouvements de certains organes de végétaux. *Ibid.*, **26** (6-12), 301-304.

WILLIAMS, W.T., 1949. Studies in stomatal behaviour, III, The sensitivity of stomata to mechanical shocks. *Ann. of Bot.*, **13**, 309-327.

WITTE, L., 1886. *Ueber den Bau des Holzes einiger Lianen.* 44 p. et 2 pl., Diss. Freiburg i. Br.

WITTMACK, 1882. Eine merkwüdige Zwangsdrehungserscheinung am unterirdischen Stengel von *Convolvulus arvensis. Deutscher Garden*, Heft 24, pp. 1... (référence d'après PENZIG).

WORGITZKY, G., 1887. Vergleichende Anatomie der Ranken. *Flora*, **20**, 2-11, 17-25, 33-46, 49-56, 65-74, 86-96 et pl. 1.

WORTMANN, J., 1881. Ein Beitrag zur Biologie der Mucorineen. *Bot. Ztg.*, **39**, colonnes 368-374 et 383-387.

— 1886 a. Ueber die Natur der rotirenden Nutation der Schlingpflanzen. *Ibid.*, **44**, colonnes 617-625, 633-642, 649-659, 664-673, 681-690.

— 1886 b. Erwiderung. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **4**, 414-421.

— 1886 c. Theorie des Windens. *Bot. Ztg.*, **44**, colonnes 273-283, 289-298, 305-316, 328-338, 344-355, 361-366.

— 1886 d. Einige Bemerkungen zu der von SCHWENDENER gegen meine theorie des Windens gerichterten Erwiderung. *Ibid.*, **44**, colonnes 601-612.

— 1887 a. Ueber die rotirenden Bewegungen der Ranken. *Ibid.*, **45**, colonnes 49-55, 65-72, 81-86, 97-100, 113-120 et 138-141.

— 1887 b. Zur Kenntnis der Reizbewegungen, *Ibid.*, **45**, 785-794, 801-812, 817-826, 833-843.

WYDLER, H., 1852. Ueber einige Eigenthümlichkeiten der Gattung *Passiflora. Bern. Mith.*, n° 243-244, juin 1852, pp. 156-162 (référence donnée d'après une analyse, signée « F. », publiée dans *Flora*, **36** (N.S. **11**), 46-47).

YAMAGUCHI, Y., 1916-1919. Ueber das Auftreten der Verbänderung bei *Pharbitis hederacea* Chois. *Journ. of the College of Science Tokyo imp. Univ.*, **39**, (article 2), 56 p. et 2 pl.

YORINAWA, Y. and S., NAKANISHI, 1956. Study on the vertical distribution of epiphytic Bryophytes on Beech trees, *Fagus cremata* Blume, *Bot. Mag.* (Tokyo), **69** (813), 118-126.

ZEIJLSTRA, H.H., 1911. *Bijdrage tot de kennis der houtige lianen.* XI + 140 p. et 1 pl., *Acad.* Proefschrift Amsterdam.

ZELTNER, H., 1932. Ueber Elektronastie und andere Reizbewegunger der Ranken. *Z. f. Bot.*, **25**, 97-172.

ZENDER, J., 1924. *Les haustoriums de la Cuscute et les réactions de l'hôte*, 81 p. Thèse Genève.

ZEYBEK, N., 1957. Untersuchungen über den Mechanismus von artifiziell ausgelösten Wachstumstorsionen an *Helianthus annuus* Hypokotylen. *Istanbul Univ. fen Fak. Mecmuasi*, B, **22** (1-2), 1-44 et pl. 1, et Diss. Univ. Istanbul.

ZIEGENSPECK, H., 1951. Die Leptonik erklärt den duktilen Bau der Lianen-Sprosse von *Clematis vitalba. Protoplasma*, **40**, (2), 298-312.

ZIETZ, H., 1954. Neue Beiträge zur Entwicklungsphysiologie von *Cuscuta gronovii* Willd. *Biol. Zlbl.*, **73** (3-4), 129-155.

ZIMMERMANN, A., 1922. *Die Cucurbitaceen, Beiträge zur Anatomie, Physiologie, Morphologie, Pathologie und Systematik.* 2 vol., Fischer, Iena.

ZIMMERMANN, W., 1927. Die Georeaktionen der Pflanze. *Ergebnisse der Biologie*, **2**, 114-256.

— 1931. Die orientierung von Pflanze und Tier im Raume. I. Botanischer Teil. *Biol. Zlbl.*, **51**, 21-36.

— 1951. Ueber die geopositive Reaktion oberirdischer Sprosse. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **64**, 7-8.

Appendice

CHAPITRE XIV

QUELQUES EXEMPLES DE POLARITES MORPHOLOGIQUES LATERALES

I. — Introduction

Nous avons montré (Chap. 11) l'importance des polarités latérales dans les mouvements révolutifs. Dans les pages qui suivent nous groupons d'autres données relatives aux tendances latérales (morphologiques notamment) chez les végétaux. Des mises au point de cette question ont été publiées par divers auteurs (WICHURA, SEIFRIZ, VAN ITERSON, SCHMUCKER ou GOEBEL) dans des articles ou des ouvrages parfois très documentés : ces publications pourront être consultées avec profit.

Rappelons que nous désignons (voir Chap. 11) par sens *positif* (ou +) le sens trigonométrique, inverse du sens des aiguilles d'une montre; nous considérons comme circumnutant en sens + les tiges volubiles de Convolvulacées, dont le mouvement révolutif, *vu d'en haut*, s'effectue en sens inverse des aiguilles d'une montre. Par extension, nous qualifions de positif le sens de l'enroulement des tiges volubiles des Convolvulacées autour de leur tuteur (c'est le sens de l'hélice des tire-bouchons). Nous employons de même le mot « positif » pour caractériser des structures hélicoïdales statiques, de même sens que l'hélice des tiges volubiles de Convolvulacées enroulées.

II. — La cellule et ses constituants

A) *Cytoplasme.* — Structure tordue ou hélicoïdale étudiée notamment par FREY-WYSSLING (1952-1953), CHADEFAUD (1933), SEIFRIZ (1955), KAMIYA et SEIFRIZ, STRUGGER 1957. Les molécules protéiques auraient elles-mêmes une structure hélicoïdale selon PAULING et coll. (cités par SERRA 1955 et par SEIFRIZ 1955).

B) *Chloroplastes* hélicoïdaux chez certaines Algues; les *Spirotaenia* (Desmidiées) n'ont pas de sens privilégié selon COMÈRE (1901) ; BRAUN les décrit comme à chloroplaste « dextre »; SCHMUCKER confirme la constance de l'enroulement « à gauche » observé chez les *Spirogyra* et *Sirogonium* par BRAUN (sens positif). Selon GOEBEL

(1924), la forme en hélice donne au chloroplaste l'avantage d'une surface particulièrement grande qui conditionne son activité.

C) *Chromosomes.* — Structure en hélice mise en évidence chez les animaux dans les chromosomes géants d'aspect discontinu (cf. HOVANITZ) ; chez les végétaux, on consultera la mise au point de MANTON, et par exemple les publications de KAUFMANN (1926), SHINKE (1930), GEITLER (1938), MATSUURA (1938), STRAUB (1938), KUWADA (1939), IWATA (1940), SENGUN (1954), etc... DÉLIOT observe l'enroulement dans les deux sens chez le *Loroglossum hircinum*, avec parfois des inversions dans un même chromonema; PRÉVOST n'a jamais remarqué de changement de sens dans une même branche de chromatine (*Allium ursinum*) et constate une légère majorité d'enroulements « inverses ».

D) Le *noyau* tout entier est hélicoïdal dans beaucoup d'anthérozoïdes : *Bryophytes* (*Sphagnum :* MÜHLDORF 1930; Hépatiques : IKENO 1903, MÜHLDORF 1931) ; *Ptéridophytes* (sens positif chez le *Pilularia globulifera :* BONNET 1952; sens négatif : YUASA 1954 — à spire peu nette chez le *Selaginella involvens*, plus visible chez les *Isoetes*, *Marsilia*, *Salvinia*, *Pteris*, *Alsophila*, *Athyrium*, *Notogramme;* voir aussi J. VAZART) ; rapprochement possible avec les *Gymnospermes* (blépharoplaste en hélice des *Cycas* et *Ginkgo :* YUASA 1954) ; *Angiospermes* (cellule mâle sphérique mais noyau spermatique en hélice juste avant la fécondation chez les *Fritillaria*, SAX 1918, *Lilium*, WELSFORD 1914, *Monotropa*, etc..., selon YUASA 1954).

E) *La membrane et ses ornements.* — L'orientation de la structure est souvent très nette :

— cils torsadés des bactéries, à sens constant pour une espèce donnée (ASTBURY et PRESTON 1940, WEIBULL 1950, STARR et WILLIAMS 1952, LABAW et MOSLEY 1954, LEIFSON et coll. cités par DELAPORTE 1956; LANZ 1940, KOCH 1956).

— épaississements en hélice négative des filaments du capillitium des Trichiacées; selon WIGAND (cité par SCHMUCKER) l'hélice est constamment sénestre chez les Myxomycètes sauf chez quelques genres parmi lesquels on trouverait parfois quelques élatères dextres.

— épaississements « sénestres » (BRAUN) des élatères des *Marchantia;* KAMERLING (1898) représente des hélices positives.

— sillon hélicoïdal des poils absorbants de *Marchantia* (cf. SACHS).

— enroulement des élatères des *Equisetum* (HANNIG).

— épaississement en hélice positive dans la paroi du sporange des *Equisetum* (cf. LECLERC DU SABLON 1885).

— ponctuations hélicoïdales dans la membrane de la base des poils de l'*Anemone barneoudia* Gay (JANCZEWSKI 1892).

— ornements hélicoïdaux des grains de pollen à membrane « spiraperturate » selon G. ERDTMAN qui ne précise pas le sens de l'hélice chez les Acanthacées (*Thunbergia coccinea*, *T. fragrans*, *Pseudocalyx saccatus*), les Berbéridacées (*Berberis* et *Mahonia*), les Didiéracées (*Alluardia humberti*) (?), les Eriaucaulacées, les Liliacées (*Baxteria*, *Lomandra*, *Aphyllanthes monspeliensis*) ; (cf. aussi PARMENTIER 1901 et NATARAJAN 1957).

— ornements disposés selon 2 hélices « dextrorses » (positives à la surface des spores du Basidiomycète *Laccaria tortilis* (LOCQUIN, 1945).

— orientation oblique des microfibrilles de cellulose disposées en nappes successives d'orientations différentes, dans la paroi secondaire des trachéides (BAILEY et coll., WARDROP et coll., ESAU 1953, BOUREAU 1954) ou des fibres de Coton (HOCK 1942, MANGENOT 1943, KERR 1946, JACQUEMART 1953; voir toutefois ROELOFSEN 1951) ; disposition en hélice de la cellulose dans les fibres libériennes (selon SCARTH

1942, d'après SEIFRIZ 1955) ; on consultera également PRESTON et MIDDLEBROOK et PRESTON.

— disposition en hélice des filaments de lignine (= spiricules) dans les vaisseaux spiralés et même dans les vaisseaux rayés (pour SCHMUCKER 1925 le sens peut varier dans un même individu d'un vaisseau à un autre) mais il serait le plus souvent « sénestre » ; cet auteur cite SANIO 1863, DE BARY 1877 et MOHL selon lesquels la plupart des hélices sont tournées « à gauche » ; il signale cependant le *Ligustrum vulgare* comme ne contenant que des hélices « dextres », le *Taxus baccata* et les *Prunus* comme indifférents et il rappelle que SANIO avait observé chez diverses espèces le sens « gauche » pour les vaisseaux les plus proches de la moelle et le sens « droit » pour les vaisseaux suivants.

— striation hélicoïdale de la membrane des canaux à mucilage du *Dipteracanthus* (NÄGELI 1864, cité par SEIFRIZ 1955).

— épaississements spiralés, dans la partie basale surtout, des cellules épidermiques de la graine des *Melodinus tournieri* et *micranthus* (SPIRE) cf. aussi les « cellules spiralées » observées par TRECUL et par MANGIN chez les espèces de *Crinum* notamment.

— les épaississements cellulosiques, subérifiés ou lignifiés ont parfois un sens irrégulier ou peu visible (vélum des racines aériennes d'Orchidées : KRAFT 1949; mésophylle des *Sanseviera* : BEAUVERIE 1913; cellules aquifères des feuilles de *Sphagnum*).

III. — Torsion et enroulement des cellules

La cellule tout entière est parfois tordue ou contournée en hélice, ainsi :

— des Myxophycées (Oscillarioidées et surtout Spirulinées) dont le sens ne semble pas constant d'après FRÉMY et d'après NEWTON.

— des Diatomées : *Surirella spiralis*, *Gyrosigma*, *Streptotheca indica* et *thamesis*, *Eucampia zodiacus* et *groenlandica*, *Climacodium biconcavum*, etc. (GOEBEL) ; la question du sens privilégié est discutée par SCHMUCKER.

— des Desmidiacées (GOEBEL) ; ainsi le *Desmidium Swartzii* a une torsion négative.

— les cellules de la paroi de l'oogone des Characées, constamment « gauches » selon SCHMUCKER (sens négatif) ; voir BRAUN 1882 et MIGULA 1897.

— les cellules des entre-nœuds des Characées, tournées en sens inverse des précédentes (BRAUN, MIGULA, SCHMUCKER).

— des Bactéries (Spirilles) ; sens privilégié selon SCHMUCKER.

— le sporangiophore (tordu sur son axe) des *Phycomyces*, en sens d'abord dextre (= positif) puis « sénestre » (négatif) selon CASTLE, qui signale par ailleurs la croissance spiralée chez le *Mucor mucedo* et (d'après ASTBURY et PRESTON) les *Cladophora* : la torsion des *Phycomyces* et la structure de la membrane de ces champignons a été étudiée également par OORT, OORT et ROELOFSEN, MIDDLEBROOK et PRESTON, VAN ITERSON, HEYN, etc...

— enroulement des hyphes de nombreux champignons (GOEBEL) au début de la formation de l'asque (*Penicillium*, *Aspergillus*) ; LUTZ (1942) reproduit une figure d'EIDAM, représentant la copulation de l'*Eremascus albus;* F. MOREAU (1953) donne divers exemples : enroulement en vrille des rameaux du trichogyne du jeune périthèce du *Compsomyces verticillatus* (selon THAXTER 1897) ; spiralisation de l'ascogone de l'*Eurotium herbariorum* (d'après DANGEARD 1907) ; enroulement en hélice des

primordiums de périthèces de l'*Ascophanus aurora* (selon GWYNNE-VAUGHAN 1934) ; entrelacement de l'ascogone et de l'anthéridie du *Penicillium stipitatum* (selon EMMONS 1935) ; enroulement en hélice de l'extrémité libre du « trichogyne » du *Trichomonascus mycophagus* (selon JACKSON 1947). Il ne semble pas y avoir de sens privilégié de torsion ou d'enroulement.

— les poils non septés d'un champignon, le *Magnusia spirotricha* de BENJAMIN 1955. Voir aussi les travaux de DE BARY (1884 cité par MOREAU 1953) sur les ramifications hélicoïdales de l'*Eurotium repens*, de G. ARNAUD (1910), cité par ARNAUD (1953) sur les suçoirs spiralés du *Trabutia quercina*, de COUCH (1935, cité par MOREAU 1953) sur les suçoirs des *Septobasidium*, et surtout de GRIGORAKI (1925) portant notamment sur les Dermatophytes à « vrilles » ou spirales, *Trichophyton asteroides* et *T. radiolatum*. Il ne semble pas que ces structures hélicoïdales soient orientées selon un sens privilégié.

— les spores des Hyphomycètes hélicosporés (cf. LINDER 1929, VAN BEVERWIJK 1952, ARNAUD 1952 et 1953).

— les anthérozoïdes de Cryptogames dont nous avons rappelé la structure hélicoïdale du noyau.

— les poils épidermiques pathologiques d'un Erineum du *Corylus* (CRAMER, 1855)

IV. — Cloisonnement cellulaire en ordre spiralé

— Les cellules annexes des stomates anisocytiques dont la disposition traduit l'ordre des cloisonnements qui ont précédé la formation des stomates; la figure publiée par CHODAT 1907 montre par exemple, dans un épiderme de *Sedum*, des stomates dont les cellules annexes ont été séparées par des cloisonnements orientés, suivant les cas, dans les deux sens; nous avons pu vérifier l'existence de ces deux formes chez le *Sedum telephium* par exemple.

— La cellule initiale pyramidale des Mousses, des Prêles et de nombreuses Fougères, limitée par 4 parois dont une externe en voûte et 3 latérales obliques; cette cellule se divise par des cloisons qui se succèdent en ordre spiralé; SACHS (1874, p. 65) donne 2 figures pour lesquelles le sens est *positif*, et une à sens négatif (167) qui concerne une racine de Fougère. C. DOUIN (1926) montre que la segmentation spiralée de l'initiale est liée à la phyllotaxie spiralée.

V. — Torsion d'organes à cellules asymétriques

Des organes pluricellulaires entiers peuvent avoir une structure hélicoïdale; on observe ce caractère chez divers organes des cryptogames : le *thalle des Chorda filum*, la *paroi de l'oogone* des Characées dont nous avons rappelé la forme hélicoïdale des cellules; les *dents du péristome* de certaines mousses (*Desmatodon, Barbula, Funaria* selon SCHIMPER, *Spiridens* d'après BAILLON et coll.), qui sont tournées dans le sens des tire-bouchons sauf celles du *Barbula anomala dirigées en sens inverse* (W.P. SCHIMPER 1836-1855) ; l'anneau des *Bryum torquescens* et *B.* (*cladodium*) *archangelicum;* le *pédicelle du sporogone* de nombreuses mousses est tordu à l'état sec; des inversions de sens s'observent parfois sur un même pédicelle (SCHIMPER) mais le sens est constamment positif chez divers *Orthotrichum;* la capsule du sporogone est également torsadée à l'état sec et constamment en sens positif chez les *Orthotrichum nigritum*,

dilatatum, *crispum*, *crispulum* et le *Pychomitrium polyphyllum* (SCHIMPER). Nous reviendrons sur la question des feuilles des Muscinées.

VI. — Torsion des organes par inégalités de croissance des cellules

Chez les Plantes vasculaires, des torsions se produisent souvent sous l'effet de croissances dysharmoniques; en dehors des tropismes et des nasties, ce type de croissance peut localement crisper ou onduler les organes (on l'observe par exemple sur les frondes de certaines formes du *Phyllitis scolopendrium*, les feuilles du *Dactylis glomerata*, des *Plantago*) ; lorsque les dysharmonies de croissance ont lieu entre les tissus périphériques et profonds des organes, elles peuvent se traduire soit par des tensions, soit par des compressions (cf. le raccourcissement des racines), soit par des dissociations histologiques (TROLL 1949, BAILLAUD et COURTOT 1955), soit par des torsions.

La torsion des arbres est particulièrement fréquente, selon MATHEY, chez le Chêne, le Charme, le Marronnier, le Pin sylvestre, l'Epicéa; elle est plus rare chez l'Erable, le Tremble, l'Aune et les Saules; chez le Pin sylvestre, elle est toujours « à droite » (sens des aiguilles d'une montre) alors que son sens est indifférent chez les Chêne, Charme, Erable, Tremble, Saule, Marronnier, Epicéa; d'une manière générale, les arbres tordus « à gauche » le sont moins que ceux tordus « à droite »; MATHEY considère que ce phénomène est dû à un accroissement plus grand dans les parties périphériques qu'au centre de l'arbre, par exemple quand les racines traversent un terrain peu perméable puis rencontrent des fissures; c'est un phénomène parfois héréditaire mais généralement fortuit qui est d'autant plus accentué que les arbres sont plus gros; il se traduit par du « bois à fibres torses ». Sur ce sujet on se reportera également, entre autres, à WICHURA (1859), HARTIG (1895), SEIFRIZ (1933), PRESTON (1948), RODRIGUES (1951), etc... ainsi qu'à BEEKMAN (1924). On pourrait essayer de rapprocher la torsion des arbres de divers types de torsion; BEEKMAN a suggéré certains de ces rapprochements; citons par exemple :

— la torsion de la tige du *Psilotum berrhardi* (BEEKMAN 1924) « dextre » (= négative).

— la torsion fréquente des tiges volubiles qui se produit en général dans le sens du mouvement révolutif.

— la « torsion par étreinte » (Zwangsdrehung) étudiée notamment par DE VRIES, C. SCHIMPER, VIVIAN-MOREL (1876), MAGNUS (1877), KLEBAHN (1888), HUMBERT, NAPP-ZINN, etc. : la torsion est liée à la cohésion des bases foliaires.

— la torsion observée par PLANTEFOL chez un *Lilium pardalinum* (différence d'élongation des segments foliaires suivant les génératrices de la tige).

— la torsion des entre-nœuds des tiges à feuilles décussées lorsque celles-ci tendent à se placer dans un plan (SIERP 1915, etc.) : l'action des facteurs externes est ici évidente; il n'y a pas de sens privilégié de torsion.

— un rapprochement serait peut-être à faire également avec la torsion des racines de *Polygala senega*, ou des rhizomes de *Polypodium heracleum* et de divers *Selaginella* (cf. GOEBEL).

Enfin, les *Pemphigus spirothecae* Pass. et *protospirae* Licht., Hemiptères Aphidides, selon HOUARD 1908, provoquent des zoocécidies l'un sur les *Populus nigra* L., *pyramidalis* Rozier, *balsamifera* L. et *tremula* L., l'autre sur les *P. nigra* et *pyramidalis;* ces cécidies se traduisent par une hypertrophie du pétiole qui s'enroule en une spirale à tours contigus dont le sens, nous l'avons observé, est indifférent.

VII. — Spiralisation des tiges

Certaines tiges aquatiques sont contournées en forme de ressort : ce sont notamment les pédoncules du *Ruppia maritima* et du *Vallisneria spiralis* (cf. BERTON 1949, CHATIN 1855) soutenus par la densité de l'eau. Mais ce sont aussi les tiges volubiles enroulées autour de leur support et soutenues par lui, les tiges volubiles à « enroulement libre » (« freie Windungen ») qui prennent spontanément une forme de ressort quand elles vivent dans certaines conditions défavorables. Un phénomène du même type peut être observé dans le cas des vrilles quand elles se sont fixées à leur support et qu'elles prennent leur forme enroulée à points de rebroussement bien connus.

VIII. — Phyllotaxie et torsion des appendices

On sait que deux théories principales s'affrontent dans l'interprétation morphologique de l'ordre d'insertion des feuilles sur la tige. Selon SCHIMPER (1829) le centre de toutes les insertions foliaires d'une tige se trouve sur une ligne idéale hélicoïdale, la « spirale génératrice » : il s'ensuit une règle simple (trop simple peut-être), qui, pour les plantes à feuilles alternes, relie la succession dans le temps de la formation des ébauches foliaires à la position du centre d'une ébauche par rapport à celui de l'ébauche précédemment formée et par rapport à l'axe de la tige. Selon PLANTEFOL, les insertions des feuilles se trouvent placées sur une ou plusieurs hélices; la loi morphologique qui régit leur position fait intervenir la largeur de l'insertion des feuilles et la situation des bords extrêmes des traces foliaires de chacune. Nous ne chercherons pas ici les arguments en faveur de l'une ou l'autre théorie (il se pourrait même qu'en se plaçant à un point de vue purement morphologique, ces deux théories ne fassent que se compléter) (voir aussi BOLLE 1939, etc.). De toute façon, on cherche à situer les feuilles par rapport à *une* « spirale » ou à plusieurs hélices c'est-à-dire à des lignes orientées obliquement dans un sens déterminé. On peut souvent déduire le sens des « hélices multiples » du sens de la « spirale génératrice »; il semble par exemple que pour les plantes à feuilles alternes de « divergence » voisine de 2/5 le sens des « hélices » si elles sont en nombre impair, est le même que celui de la « spirale » et qu'il est inverse si elles sont en nombre pair. Le sens qu'on observe chez la plupart des végétaux feuillés (Bryophytes, Ptéridophytes, Phanérogames) implique pour le point végétatif une architecture, à orientation latérale, dextre ou sénestre suivant les cas, et permettant souvent de distinguer deux types de plantules, de rameaux, etc... (COMPTON, ALLARD 1942, WEATHERWAX 1948, etc...). Le *sens de la spirale* est parfois rigoureusement défini; ainsi chez les *Geranium* la « spirale génératrice » de l'axe principal est toujours de sens négatif; l'antidromie est alors de règle et tous les rameaux d'ordre pair sont de sens positif alors que les rameaux impairs sont de nouveau négatifs. L'antidromie est fréquente chez les Bryophytes comme chez les Phanérogames (voir RAUNKIAER, MAC LOSKIE 1895-1896, etc...). SMIRNOV (1950) montre que les deux sens sont aussi fréquents l'un que l'autre.

Dans le cas des plantes à feuilles opposées ou verticillées, la théorie de la spirale génératrice ne permet guère de préciser le sens de la « spirale »; il n'en est pas de même des hélices foliaires et on sait que l'anisophyllie des *Galium* permet d'observer, par un simple examen morphologique, deux hélices foliaires axillant deux séries hélicoïdales de rameaux secondaires qui diffèrent par leur degré de développement (voir

WYDLER, WYDLER et GLUZ, GOEBEL, et surtout CHAMPAGNAT) : on a qualifié ce caractère de *spirotrophie*.

Chez les Mousses, selon GOEBEL, la phyllotaxie est liée au mode de cloisonnement de la cellule initiale (voir aussi C. DOUIN).

Notons dans le même ordre d'idées que des essais d'études phyllotaxiques ont été faits aussi chez les Algues rouges (cf. SCHWENDENER, CONNOLLY, BERTHOLD et KOLDERUP-ROSENWINGE, cités par GOEBEL, T. 1) ; SCHMUCKER signale une spirale sénestre chez certaines Polysiphoniées, dextre parfois chez des formes rampantes et chez les *Rhodomela*.

A ces faits pourrait être liée la disposition des tétrasporanges observée chez certaines Rhodophycées par FALKENBERG et par BORGENSEN (cités par GOEBEL).

La disposition hélicoïdale des pièces est souvent liée à une architecture vasculaire hélicoïdale de la tige et (comme aussi la disposition verticillée tordue) à une structure asymétrique de chaque appendice qui permet de distinguer par exemple un côté recouvert et un côté recouvrant, un côté gauche et un côté droit différents : croissance inégale ou même torsion plus ou moins accentuée. Nous passerons en revue les principaux types d'appendices de la tige ou du réceptacle floral, en indiquant quelques modalités de leur asymétrie ou de leur torsion; cette asymétrie est parfois liée (mais non pas toujours) à la phyllotaxie.

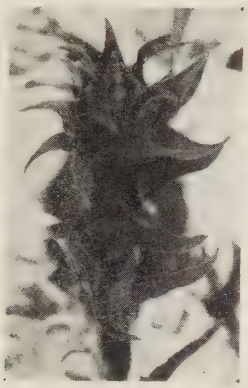


FIG. 66 : Torsion des feuilles du *Lilium candidum*.

A) La *torsion des cotylédons* dans la graine affecte des cotylédons *condupliqués* : ceux des *Geranium* (qui, adultes, sont asymétriques) dont le sens de recouvrement est constant ou ceux du *Polygonum fagopyrum* dont on trouve des exemplaires dans l'un ou l'autre sens; GOEBEL (p. 256) cite également les cotylédons des *Gyrocarpus* (voir aussi LUBBOCK 1892 et HEGELMAIER 1899). Signalons la torsion des cotylédons du *Perilla ocymoides* qui s'effectue pendant l'allongement de leurs pétioles.

B) *Asymétrie* des feuilles. — Au sens des hélices foliaires est liée l'asymétrie des « segments foliaires » recouverts irrégulièrement par les segments foliaires inférieurs ou celle des stipules de l'*Impatiens scabrida* (GOEBEL). SCHUMANN (1902) mentionne la torsion et l'enroulement des jeunes feuilles (dans le bourgeon) chez les Marantacées. Mais il faut signaler ici la torsion de certaines feuilles qui semble n'avoir aucune relation avec la phyllotaxie; ainsi nous avons pu observer une torsion positive très marquée sur les feuilles de l'*Allium sativum* et de l'*A. porrum* (moins nette chez l'*A. oleraceum*), du *Lilium candidum* (surtout les feuilles supérieures) des *Iris sibirica* et

douglossiana, du *Gladiolus communis* et une torsion positive ou négative suivant les feuilles chez le *Sparganium erectum*. GOEBEL (1924) donne de très nombreux exemples de ce phénomène. Chez les *Alstroemeria*, il s'agit d'une véritable résupination, torsion positive de 180° qui amène en-dessous la face morphologique supérieure; rappelons que ce phénomène n'affecte que les feuilles supérieures de la plante et non les feuilles souterraines écailleuses et non chlorophylliennes (voir GOEBEL, CZAPEK, VAN ITERSON, 1955). POTTIER (1917, 1920) a étudié l'asymétrie des feuilles de certaines Mousses.

C) Au sens des hélices foliaires ou de la spirale génératrice est liée l'*asymétrie des bractées* à bords recouvert et recouvrant comme dans les capitules de *Senecio* (BERTON 1947). Signalons ici la torsion des bractées paléales du péricline des *Arctium* observée par ARÈNES (1950) : ces bractées, de tailles inégales, d'abord planes, se tordent dans toute leur longueur de gauche à droite, de manière analogue aux soies des aigrettes du *Berardia lanuginosa* ou à l'arête qui prolonge la glumelle inférieure des *Stipa*.

D) Les *sépales* manifestent souvent une asymétrie latérale; chez les Caryophyllacées ou les Geraniacées par exemple, dont le calice a une préfloraison quinconciale, on sait que le bord recouvrant des sépales est élargi, membraneux, parfois plus ou moins parcheminé, et que le bord recouvert est moins développé. Chez les *Hypericum*, le sens de la préfloraison tordue est le même pour toutes les fleurs d'une même cyme, mais varie d'une cyme à une autre; il en est de même chez les *Geranium* où ce sens est lié à celui de la phyllotaxie du rameau.

E) La *torsion de la corolle* ou de ses pièces est générale et de sens constant chez certaines plantes à préfloraison tordue (Convolvulacées, *Cyclamen*, Apocynacées) ; elle peut être accompagnée, comme dans le calice, d'un développement asymétrique des 2 côtés des pièces : ainsi, comme A. LAURENT l'a montré, le bord recouvrant des pétales d'*Hypericum perforatum* est moins développé, dans la fleur épanouie que le bord recouvert (malgré EICHLER) ; le sens varie suivant les fleurs dans d'autres groupes comme les *Geranium*. Une torsion plus légère existe pour les pétales recouverts-recouvrants des corolles à préfloraison quinconciale ou imbriquée; l'orientation de cette asymétrie varie d'une fleur à l'autre suivant le sens de la « spirale génératrice » sur laquelle s'inséreraient les pétales. GOEBEL signale la torsion du périgone fané d'une Iridacée, le *Bellamcada punctata* (p. 254). Rappelons ici les pétales latéraux tordus en hélice de certains *Cypripedium*, comme le *C. calceolus*, ou, parmi les espèces cultivées, les *C. philippinense*, *caudatum*, *sanderianum*, *pariskii*, *boissierianum* var. *reticulatum*, *klotzschianum*, *praestans*, *lowii* et *vittatum* (J. COSTANTIN) ; le labelle de certaines Orchidacées est souvent tordu aussi, comme chez le *Loroglossum hircinum* (L.) Rich.

F) *Androcée :* torsion rare, signalée par GOEBEL, d'après TROLL 1922, chez les Crucifères, les *Erythrina* et les *Passiflora* et surtout chez l'*Abutilon megapotamicum* (filets tordus).

G) Certains *pistils* présentent une torsion accentuée qui apparaît déjà dans la fleur jeune.

Les branches stigmatifères des *Pitcairnia* (Bromeliacées) sont tordues condupliquées dans le même sens que les pétales (les 3 sépales sont tordus, leur bord gauche recouvrant, les 3 pétales tordus en sens inverse) (BAILLON, Histoire des plantes) ; les styles des Caryophyllacées sont souvent tordus en hélice.

Chez les *Medicago*, la torsion de l'ovaire n'apparaît qu'au cours de la maturation. Elle n'est parfois même visible qu'après la déhiscence du fruit : ainsi chez les *Pisum*, elle est liée à l'orientation oblique des fibres et contribue à la déhiscence de la gousse; il en est de même chez les *Erodium* (voir HANSTEIN 1868, ROUX 1873, GRAY cité par F. DARWIN 1876). Selon GOEBEL, cette torsion ne se troduit guère que chez les

Dialy- et les Gamopétales; il cite, par exemple : *Helicteres* (Sterculiacées), *Platystigma californicum* (Papavéracées), *Strepoloma desertorum* (Crucifères), *Oenothera alyssoides*, *Pterobryum* (Polygonacées), *Cajophora lateritia*, des Papillonacées et des Mimosées, *Streptocarpus* et sans doute *Stylidium streptocarpum*.

Il faut faire une place toute spéciale aux Orchidacées qui, pour la plupart, manifestent une torsion de 180° de l'ovaire au cours de leur développement sous l'influence de la pesanteur; la résupination bien connue de la fleur, provoquée par cette torsion se traduit chez les *Spiranthes* par une torsion (sens variable) de l'axe de l'inflorescence (voir KORIBA...) ; parfois même, chez les *Cypripedium* uniflores, la torsion peut s'effectuer au niveau du pédoncule et ne pas affecter directement l'ovaire.

F. DARWIN (1876) a montré que l'arête soyeuse du *Stipa pinnata*, qui peut atteindre 30 cm. de longueur a sa portion inférieure très tordue et hygroscopique; cette arête contribue à faire pénétrer le caryopse dans le sol, grâce aux mouvements qu'elle déploie selon les variations d'humidité; ici, chaque cellule se tord sur son axe, en fonction, selon F. DARWIN, des propriétés moléculaires de la membrane elle-même; voir à ce sujet les travaux de NÄGELI (1864), selon qui l'humidité peut provoquer la torsion des membranes « quand l'un des deux systèmes de stries est plus prononcé que l'autre » (voir aussi C. STEINBRINCK). Selon F. DARWIN, de telles études ont déjà été faites pour d'autres Graminées et des Géraniacées. L'aigrette des akènes d'*Anemone pulsatilla* Tourn. est hélicoïdale et subit un mouvement de torsion suivant l'humidité atmosphérique (JANCZEWSKI 1892) ; nous avons observé la torsion des aigrettes des akènes du *Dryas octopetala* (une douzaine d'individus avaient toutes leurs aigrettes tournées de 180° environ, en sens négatif) et celle des samares de *Fraxinus*, de 90° environ en sens positif. Parmi les très nombreux travaux qu'il faudrait citer ici, mentionnons ceux de HILDEBRAND et de DINGLER.

FIG. 67 : En haut, fruit du *Streptocarpus gardnerii* (Torsion négative). En bas à gauche, fruits du *Dryas octopetala* (id.). En bas à droite, samare de *Fraxinus* (torsion positive).

IX. — Conclusion

Les problèmes qui font l'objet de cet appendice ont été généralement envisagés par les auteurs d'un point de vue plutôt morphologique. Certaines des dispositions considérées ont cependant donné lieu à des tentatives d'interprétation physiologiques. Mais il s'agit alors de travaux pour la plupart anciens, bien antérieurs aux conceptions actuelles sur la croissance. Nous avons jugé opportun de rappeler ces faits et éventuellement d'en discuter la signification à cause de l'intérêt qu'ils sont susceptibles de reprendre si les physiologistes devaient s'attacher à l'étude des polarités latérales comme ils l'ont fait pour les polarités longitudinales. Nous renvoyons sur ce point à notre chapitre consacré aux polarités latérales dans le cas des mouvements révolutifs (chap. 11).

BIBLIOGRAPHIE DE L'APPENDICE

En dehors des publications énumérées ci-dessous, on se reportera utilement à des travaux d'ordre général dont on trouvera les références dans la bibliographie générale du présent mémoire, quelques pages plus haut. Il s'agit notamment de :
A. Braun (1854), A. de Candolle (1876), W. Eichler (1884), K. Goebel, H. Günther (1919), H. Jacques-Félix (1946), W. Ludwig (1932), A. Poli (1924), R. Snow (1942-1950), W. Troll (1937-1939), etc...

Allard, H.A., 1942. Some aspects of the phyllotaxy of tobacco. *J. agricult. Res.*, **64** (1), 49-55.
Arènes, J., 1950. Monographie du genre *Arctium*. *Bull. Jard. bot. Bruxelles*, **20**, 67-156.
Arnaud, G., 1952-1953. Mycologie concrète : Genera. *Bull. Soc. mycol. Fr.*, **68**, 181-223 et **69**, 265-306.
Astbury, W.T. and R.D. Preston, 1940. The structure of the cell wall in some species of the filamentous green alga. *Cladophora*. *Proc. roy. Soc., London*, B., **129**, 54-76 et pl. 4.
Bailey, I.W. and E.E. Berkley, 1942. The significance of X-rays in studying the orientation of cellulose in the secondary wall of tracheids. *Ann. J. Bot.*, **29**, 231-241.
— and M.R. Vestal, 1937. The orientation of cellulose in the secondary wall of tracheary cells. *J. Arnold Arbor.*, **18**, 185-208.
Baillaud, L. et Y. Courtot, 1955. Dissociation et croissance dysharmonique des tissus chez les Ombellifères. *Ann. sci. Univ. Besançon*, sér. 2, *Bot.*, **6**, 95-100.
Bary, A. de, 1877. *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne*, xvi + 663 p., Engelmann, Leipzig.
Beauverie, J., 1913. *Les textiles végétaux*, 730 p., Gauthier-Villars, Paris.
Beekmann E.W., 1924. Ueber die Torsion des Stengels von *Psilotum Bernhardi*, Beiträge zur kenntnis der autonomen Bewegungen. *Rec. Trav. bot. néerl.*, **21**, 1-109 et pl. 1.
Benjamin, R.K., 1955. An addition to the genus *Magnusia*. *El Aliso*, **3** (2), 199-201.
Bennett, A.W., 1876. Preliminary note on the growth of the female-stalk of *Vallisneria spiralis*. *Proc. linn. Soc. London*, ser. 2., vol. 1, *Bot.*, part III (June).
Berton, A., 1947. Sur l'architecture du capitule de quelques Séneçons. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **94**, 290-298.
— 1949. Observations sur la Vallisnérie. *La feuille des Naturalistes*. N.S., **4**, 81-84.
Bolle, F., 1939. Theorie der Blattstellung. *Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg*, 153-191.
Bonnet, A.L.M., 1952. Contribution à l'étude du spermatozoïde de *Pilularia globulifera* L. *Rec. trav. Labor. Bot. Géol. et Zool. Fac. Sc. Univ. Montpellier, série Bot.* fasc. **5**, 5-10.
Börgensen, 1918. *The marine algae of the Danish West Indies*, t. 2, Rhodophyceae. Kopenhagen (cité d'après Goebel).
Braun, A., 1839. Ueber die gesetzlichen Drehungen im Pflanzenreich. *Flora*, 22e année, **1**, (20), 311-314.
— 1854. Ueber den schiefen Verlauf der Holzfaser und die dadurch bedingte Drehung der Bäume. *Monatsb. k. Akad., Wiss. Berlin.*, 1854, 432-484.
Castle, E.S., 1926. Observations onmotility in certain Cyanophyceae. *Biol. Bull.*, **51**, 69-72.
— 1934. The spiral growth of single cells. *Science.*, **80**, 362-363.
— 1936 a. The influence of certain external factors on the spiral growth of single plant cells in relation to protoplasmic streaming. *J. cell. and comp. Physiology*, **7**, 445-454.
— 1936 b. The origin of spiral growth in *Phycomyces*. *Ibid.*, **8**, 493-502.
— 1936 c. A model imitating the origin of spiral wall structure in certain plant cells. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash.*, **22**, 336-340.
— 1936 d. The double refraction of chitin. *J. gen. Physiol.*, **19**, 797-805.

— 1937 a. The distribution of velocities of elongation and of twist in the growth zone of *Phycomyces* in relation to spiral growth. *J. cell. and comp. Physiol.*, **9** (3), 477-489.
— 1937 b. Membrane tension and orientation of structure in the plant cell wall. *Ibid.*, **10**, 113-221.
— 1938 a. Orientation of structure in the cell wall of *Phycomyces*. *Protoplasma*, **31** (3), 331-345.
— 1938 b. The effect of torque on the axis of spiral growth in *Phycomyces*. *J. cell. and comp. Physiol.*, **11** (3), 345-358.
— 1940. Discontinuons growth of single plant cells measured at short intervals, and the theory of intussusception. *Ibid.*, **15** (3), 285-298.
— 1942. Spiral growth and reversal of spiraling in *Phycomyces*, and their bearing on primary wall structure. *Am. J. Bot.*, **29**, 664-672.
— 1953. Problems of oriented growth and structure in *Phycomyces*. *Quart. Rev. Biol.*, **28** (4), 364-372.
Chadefaud, M., 1933. Existence d'une structure infravisible orientée du cytoplasme chez les Algues. *Compt. rend. Acad. Sc.*, **196**, 423-424.
Champagnat P., 1949. Ramification à régime rythmique et anisophyllie chez les végétaux supérieurs. *Lilloa*, **16**, 161-191 (*Actas del II Congreso Sudamericano de Botanica, Tucuman*, 10-17.10.1948).
Chatin, A., 1855. Mémoire sur le *Vallisneria spiralis* L. considéré dans son organographie, sa végétation, son organogénie, son anatomie, sa tératologie et sa physiologie (cité d'après A.W. Bennett, 1876).
Comère, J., 1901. *Les Desmidiées de France*, 227 p. et 16 pl., Klincksieck, Paris.
Compton, R.H., 1910 a. On right- and left-handedness in Barley. *Proceed. of the Cambridge philosophical Soc.*, **15**, 495-506.
— 1910 b. Right and left handedness in cereals. *IV^e Conférence intern. de Génétique, Paris*, 528-530 (Résumé français : céréales droitières et gauchères, 530-531).
— 1912. A further contribution to the study of right- and left-handedness. *Journal of Genetics*, **2** (1912-1913), 53-70.
Costantin, J., s.d., *Atlas en couleurs des Orchidées cultivées*, 106 p., et 30 pl. Librairie générale de l'Enseignement, Paris.
Cramer, C., 1855 a. Ueber *Equisetum arvense* und *Equisetum sylvaticum*. *Pflanzenphysiologische Untersuchungen von* Carl Nägeli *und* Carl Cramer, *Zürich*, Heft **3**, 21-27, 38-39 et pl. XXXIII-XXXIV.
— 1855 b. Beobachtungen an Erineum im trockmen und feuchten Zustande und Versuch einer Erklärung der Spiralrichtung im Pflanzenreich. *Ibid.*, Heft **3**, 28-35, 39 et pl. XXXIV.
Czapek, F., 1898. Studien über die Wirkung äusserer Reizkräfte auf die Pflanzengestalt. II. Die inverse Orientirung der Blätter von *Alstroemeria*. *Flora*, **85**, 429-438 et pl. 18.
Darwin, F., 1877. On the mechanism by which certain seeds are enabled to bury themselves in the ground. *Trans. linn. Soc. London*, sér. 2, **1**, *Bot.*, part. 3, 149-167 et pl. 23.
Delaporte, B., 1956. Etat actuel de nos connaissances sur la structure des Bactéries. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **103** (7-8), 521-548 et pl. III-VI.
Déliot, M., 1955. Etude structurale du chromosome somatique chez le « *Loroglossum hircinum* » L. (Richard). *Le Botaniste*, série **39**, 1-21 et *Bull. Inst. Bot. Caen*, n° **9** (1956).
Dingler, H., 1887. Ueber die Bewegung rotirender Flügelsamen. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **5**, 430-434.
Douin, C., 1926. Recherches sur le gamétophyte des Marchantiées. VII. La théorie des initiales chez les Mousses. *Rev. gén. Bot.*, **38**, 287-306.
— 1928. La disposition des feuilles et des ramifications chez les Sphaignes. *Rev. bryol.*, **55**, 10 p. et 1 pl.
Eichler, A.W., 1875-1878. *Blüthendiagramme construirt und erläutert...*, 2 vol., Engelmann, Leipzig.
Eidam, E., 1883. Zur Kenntniss der Entwicklung bei der Ascomyceten. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*, **3**, 377-433.
Emmons, C.W., 1935. The development of the ascocarp in two species of *Thielavia*. *Bull. Torrey bot. Club*, **59**, 415-422.
Erdtman, G., 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy, Angiosperms*. 539 p., Almquist et Wiksell, Stockholm, et Chronica Botanica, Waltham, U.S.A.
Frémy, P., 1930. Les Myxophycées de l'Afrique Equatoriale française. *Archives de Bot.*, **3** (1929), mém. n° 2, Caen.
Frey-Wyssling, A., 1952. *Deformation and flow in biological systems*. VIII + 522 p., North Holland Publishing, Amsterdam.

GEITLER, L., 1938. Chromosomenbau. *Protoplasma Monographien*, **14**, VII + 191 p., Borntraeger, Berlin.

GLUZ, O., 1925. Etude expérimentale sur la spirotrophie des Caryophyllacées et des Rubiacées. (Experimentální studie o spirotrofii Caryophyllacei a Rubiacei). *Publ. biol. Ec. Hautes Etudes vétér. Brünn (Biologické spisy vysoké skoly-zwérolékarské Brno, C.S.R.)*, **4** (7), 1-30.

GRACE, J.B., 1954. Some observations on the flagella and blepharoplasts of *Spirillium* and *Vibrio* spp. *J. gen. Microbiol.*, **10**, 325-327.

GRIGORAKI, L., 1925. Recherches cytologiques et taxinomiques sur les Dermatophytes et quelques autres Champignons parasites. *Ann. Sc. nat.*, sér. 10., *Bot.*, **7**, 165-444, pl. I-XXVIII.

HANNIG, E., 1911. Ueber die Bedeutung der Periplasmodien. *Flora*, **102**, 209-278, 335-382 et pl. 13-14.

HARTIG, 1895. Ueber den Drehwuchs der Kiefer. *Sitzb. math.-physik. Cl. der k. b. Akad. d. Wiss. zu München*, **25**, 199-217.

HEGELMAIER, 1899. Ueber convolutive Cotyledonen. *Der. d. dt. bot. Ges.*, **17**, 121-139 et pl. VIII.

HEYN, A.N.J., 1936. Further investigations on the mechanism of cell elongation and the properties of the cell wall in connection with elongation. IV. Investigations on the molecular structure of chitin cell wall of sporangiophores of *Phycomyces* and its probable bearing on the phenomenon of spiral growth. *Protoplasma*, **25**, 372-396.

HILDEBRAND, F., 1872. Ueber die Verbreitungsmittel der Gramineen-Früchte. *Bot. Ztg.*, (n° 49), col. 853-863 et (n° 50), col. 869-875.

— 1873. Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. *Jahrb. f. wiss. Bot.* (PRINGSHEIM), **9**, 234-276 et pl. 23-25.

HOUARD, C., 1909-1912. *Les Zoocécidies des plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée*, 3 vol., 1560 p., Hermann, Paris.

HOVANITZ, W., 1956. Cytological demonstration of the helical structure of giant chromosomes. *Proceed. nation. Acad. Sci. U.S.A.*, **42**, (9), 609-613.

HUMBERT, H., 1945. Une curieuse anomalie par torsion chez *Equisetum ramosissimum* Desp. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **92**, (1-3), 45-6.

IMAI, Y., 1927. The right and left handedness of phyllotaxy. *Bot. Mag.*, **41** (481-492), 592-596.

IWATA, J., 1940. Studies on chromosome structure. I. Spiral structure of chromosomes in *Trillium Smallii* Maxim. *Jap. J. of Bot.*, **10** (4), 365-373 et pl. V-VI.

JACKSON, H.S., 1947. *Trichomonascus*, a new genus among single Ascomycetes. *Mycologie*, **39**, 709-715.

JACQUEMART, J., 1953. Etude du renversement du sens d'enroulement de la spirale dans la paroi secondaire de la fibre de coton. *Compt. rend. Acad. Sc.*, **236**, 2430-2432.

JANCZEWSKI, E. DE, 1892. Etudes morphologiques sur le genre *Anemone* L. *Rev. gén. Bot.*, **4**, 240-258.

KAMERLING, J., 1898. Der Bewegungsmechanismus der Lebermooselateren. *Flora*, **85**, 157-169.

KAMIYA, N., and W. SEIFRIZ, 1954. Torsion in a protoplasmic thread. *Exper. Cell. Res.*, **6** (1), 1-16.

KAUFMANN, B.P., 1926. Chromosome structure and its relation to the chromosome cycle. *Am. J. Bot.*, **13**, 59-80, 355-363 et pl. 6-8.

KERR, T., 1946. The outer wall of the cotton fiber and its influence on fiber properties. *Textile Res. Jour.*, **16**, 249-254.

KLEBAHN, H., 1888. Zur Entwicklungsgeschichte der Zwangsdrehungen. Im Anschluss an einen gedrehten Stengel von *Galium Mollugo*. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **6**, 346-353 et pl. 18.

KOCH, W.J., 1956. Studies of the motile cells of chytrids. I. Electron microscope observations of the flagellum blepharoplast and rhizoplast. *Am. J. Bot.*, **43**, 811-819.

KOLDERUP-ROSENVINGE, L., 1902. Ueber die Spiralstellungen der Rhodomelaceen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **37**, 338-364 et pl. 6.

— 1920. On the spiral arrangement of the branches in some Callithammiaceae. *Det Kgl. Danske Videnskrabernes Selskab. Biol. Meddelelser*, **2** (5), 3-70.

KORIBA, K., 1914. Mechanisch-physiologische Studien über die Drehung der *Spiranthes* Aehre. *Journ. of the Coll. of Sciences, Tokio, Imp., Univ.*, **36** (article 3), 179 p. et 7 pl.

KRAFT, MM., 1949. Etude histologique de quelques racines aériennes d'Orchidées. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.*, **64** (273), 201-211, et pl. I.

KUWADA, Y., 1939. Chromosome Structure, A critical review, *Cytologia*, **10**, 213-256.

LABAW, L.W., and V.M. MOSLEY, 1954. Periodic structure in the flagella and cell walls of a bacterium. *Biochim-biophys. Acta*, **15**, 325-331.

LANZ, I., 1940. Beiträge zur Kenntnis der Bewegungen der Spirulinen. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **58**, 417-429.

LAURENT, A., 1911. Observations sur la « Corolle du Millepertuis » à propos d'une anomalie de sa préfloraison. *Soc. Hist. nat. Doubs*, **19**, (1909-1910), 45-47.

LECLERC DU SABLON, M., 1885. Recherches sur la dissémination des spores dans les Cryptogames vasculaires, *Ann. Sc. nat.*, sér. 7, *Bot.* **2**, 5-27 et pl. 1.

LEIFSON, E., CARHART, S.R., and Mc D. FULTON, 1955. Morphological characteristics of flagella of *Proteus* and related bacteria. *J. Bact.*, **69**, 73-82.

— and R. HUGH, 1954. A new type of polar monotrichous flagellation. *J. gen. Microbiol.*, **10**, 68-70.

LINDER, D.H., 1929. A monograph of helicosporous fungi imperfecti. *Ann. Missouri bot. Garden*, **16**, 227-388.

LOCQUIN, M., 1945. Le développement des spirales gauches à la surface des spores de *Laccaria* et quelques remarques qu'il suggère. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **14**, (2), 41-43.

LUBBOCK, J., 1892. *A contribution to our knowledge of seedlings*, 2 vol., Kegan Paul and Co, London.

LUTZ, L., 1942. *Traité de Cryptogamie*, 586 p., Masson, Paris.

MACLOSKIE, G., 1895 a. Antidromy of plants. *Bull. Torrey bot. Club.*, **22** (9), 379-387.

— 1895 b. Antidromy in plants. *American Naturalist, an illustrated Magazine of natural History*, **29**, 973-978.

— 1896 a. Observations on antidromy. *Bull. Torrey bot.* Club, **23**, 202-205.

— 1896 b. Further observations on antidromy. *Ibid.*, **23**, 420-423.

— 1896. Internal antidromy. *Ibid.* **23**, 536-537.

MAGNUS, P., 1877. (Ueber die von A. BRAUN als Zwangsdrehung bezeichnete Missbildung an *Dipsacus silvester* Mill., nach Exemplare von Herrn E. ULE). *Verhandl. der bot. Ver. der Provinz Brandenburg.*, **19**, 118-123.

MANGENOT, G., 1943. La morphologie des celluloses. *Rev. scient.*, **81**, 483-498.

MANGIN, L., 1882. Sur le développement des cellules spiralées. *Ann. Sc. nat.* sér. 6, *Bot.*, **13**, 208-212 et pl. 8.

MANTON, I., 1950. The spiral structure of chromosomes. *Biol. Rev.* (Cambridge philos. Soc.), **25**, 486-508.

MATHEY, A., 1906. *Traité d'exploitation commerciale de Boist*, **1**, 488 p., Laveur, Paris.

MATSUURA, H., 1938. Chromosome studies on *Trillium kamtschaticum* Pall. XI. A simple new method for the demonstration of spiral structure in chromosomes. *Cytologia*, **9**, 243-248.

MIDDLEBROOK, M.J., and R.D. PRESTON, 1952 a. Spiral growth and spiral structure. III. Wall structure in the growth zone of *Phycomyces. Biochim. et biophys. Acta.*, **9** (1), 32-48.

— and —, 1952 b. Spiral growth and spiral structure. IV. growth studies and mechanical constants in the cell wall. *Ibid.*, **9** (2), 115-125.

MIGULA, W., 1897. *Die Characeen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz, unter Berücksichtigung aller Arten Europas*, 765 p., tome **5** de *Kryptogamenflora*, 2e éd., Kummer, Leipzig.

MOREAU, F., 1953. *Les Champignons*, 2 vol. XV + 212 p., *Encycl. biol.*, **22-23**, Lechevalier, Paris.

MORREN, C., 1851. Notice sur le spiralisme tératologique des tiges. *Bull. Acad. roy. Sc. Belg.*, **18**. 1e partie, 27-37, et 1 pl.

NÄGELI, C., 1864. Ueber den inneren Bau vegetabilischer Zellenmembranen. *Sitzungsber. d. k. bay Ak. d. Wiss. zu München*, **2**, 114-170 et pl. 1-3.

NAPP-ZINN, K., 1950. Ueber ein neues zwangstordiertes Exemplar von *Dianthus barbatus* L. *Phyton* (Graz), **2**, 260-266.

NATARAJAN, A.T., 1957. Studies in the morphology of pollen grains. Tubiflorae. *Phyton* (Argentine), **8**, 21-42.

NEWTON, L., 1931. *A handbook of the british Seaweeds*, 478 p., British Museum, London.

OORT, A.J.P., 1931. The spiral-growth of *Phycomyces. Proceed. royal Acad. Amsterdam*, **34**, 264-275 et pl. I et *Comm.*, **31**, *Lab. Pl. Phys. Res. Wageningen.*

— und P.A. ROELOFSEN, 1932. Spiralwachstum, Wandbau und Plasmaströmung bei *Phycomyces. Proceed. roy. Acad. Amsterdam*, **35**, 898-908 et pl. 1.

PARMENTIER, P., 1901. Recherches morphologiques sur le pollen des Dialypétales. *J. de Bot.*, **15**, 42 p. et 6 pl.

PAULINGS, L., and R.B. COREY, 1953. Compound helical configurations of polypeptide chains : structure of proteins of the α-keratin type. *Nature*, **171**, 59-61.

PLANTEFOL, L., 1946-1947. Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sc. nat. Bot.*, série 11, **7**, 158-229, **8**, 1-66, (et 154 p., Masson, Paris. 1948).

POTTIER, J., 1917. *Sur la dissymétrie de structure de la feuille de* Mnium spinosum (*Voit.*) *Schwagrichen.*, 16 p., et 7 pl., Berne.

— 1920 a. Sur la généralité de l'asymétrie foliaire chez les Mousses. *Compt. rend. Acad. sc.*, **170**, 471-474.

— 1920 b. *Recherches sur le développement de la feuille des Mousses.* VIII + 139 p. et 32 pl., Thèse Sciences, Paris, Durand, Chartres.

PRESTON, R.D., 1948. Spiral growth and spiral structure. I. Spiral growth in sporangiophores *of Phycomyces. Biochim. et biophysica Acta*, **2**, 155-166.

—, 1952. *The molecular architecture of plant cell walls*, XII + 211 p., et 9 pl. Chapman and Hall, London.

PRÉVOST, M., 1953. Sur la structure spiralée du chromosome méiotique chez l'*Allium ursinum*. *Le Botaniste*, série **37**, 309-342 et pl. 7-8, et *Bull. Inst. Bot. de Caen*, fasc. **7** (1955).

RAUNKIAER, C., 1919. Ueber Homodromie und Antidromie insbesondere bei Gramineen. *Det kgl. danske videnskabernes Selskab. biol. Meddelelser*, **1** (12), 3-32.

RODRIGUES, A., 1951. Estudo biométrico sobre o enrolamento dos troncos no *Eucaluptus globulus* Labill. *Agronomia lusitanica*, **13** (4), 319-331.

ROELOFSEN, P.A., 1951. Orientation of cellulose fibrils in the cell wall of growing cotton hairs and its bearing on the physiology of cell wall growth. *Biochim. biophys. Acta*, **7**, 43-53.

ROUX, G., 1873. Etude sur les mouvements des carpelles de l'*Erodium ciconium*. *Ann. Soc. bot. Lyon*, 1re année, 1871-1872, pp. 25-35.

SANIO, C., 1863. Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. *Bot. Zig*, **21**, 85-91, 93-98, 101-111, 113-118, 121-128 et pl. 4.

SCHIMPER, C., 1854 (Schreiben an die Versammlung). *Flora*, **37** (N.S. : 12e année, **1**), 64-78.

SCHIMPER, K.F., 1829. Beschreibung des *Symphytum Zeyheri* und seiner zwei deutscher verwandten der *S. bulbosum* Schimp. und *S. tuberosum* Jacq. nebst Erläuterungen über die Asperifolien überhaupt, namentlich über deren Blattstellung und Inflorescenz und das Pflanzen-Ei, *Magazin für Pharmacie* (Geiger), **28**, 3-49...

SCHIMPER, W.P., 1836-1855. *Bryologia europaea seu genera muscorum europaearum*, 6 vol. Schweizerbart, Stuttgart.

SCHMUCKER, T., 1924. Rechts- und Linkstendenz bei Pflanzen. *Beihefte zum botanischen Clbl.*, **41**, 1re partie (*Anatomie...*), Fasc. 1, 51-81.

SCHUMANN, K., 1902. *Marantaceae*, 184 p., 4e partie, n° 48, du *Pflanzenreich* d'ENGLER, Engelmann, Leipzig.

SCHWENDENER, S., 1880. Ueber Spiralstellungen bei Florideen. *Monatsb. d. berl. Akad. d. Wiss.*, 327-338 (et *Gesamm. bot. Mitth.*, de SCHWENDENER (1898), Borntraeger, Berlin, t. **1**, v, 93-104 et pl. 6).

— 1885. Ueber Scheitelwachsthum und Blattstellungen. *Sitzb. berl. Akad. d. Wiss.*, 921-937 (et *Ges. bot. Mitth.*, t. **1**, VII, 143-162 et pl. VIII).

— und KRABBE, G., 1892. Untersuchungen über die Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten. *Abh. d. Akad. d. Wiss. Berlin, Mathem. naturw. Kl., Abh.* **1**, 1-115 et pl. I-III (et *Ges. bot. Mitth.*, **2**, *XXX*, 255-273 et pl. XIII-XV).

SEIFRIZ, W., 1933 a. Twisted trees and the spiral habit. *Science*, N.S., **77**, 50-51.

— 1933 b. More about the spiral habit. *Ibid.*, **78**, 361-363.

— 1937. Protoplasmic flow. *Ibid.*, **86**, 397.

— 1955. Microscopic and submicroscopic structure of cytoplasm. T. 1, pp. 301-382 du *Handbuch der Pflanzenphysiologie* (*Encyclopedia of plant physiology*) de W. RUHLAND, Springer, Berlin.

SENGUN, A., 1954. The spiral structure of giant chromosomes. *Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul*, **19** (3), 169-179, 3 pl.

SERRA, J.A., 1955. Fine structure of the nucleus. T. 1, pp. 445-471 du *Handbuch der Pflanzenphysiologie* (*Encyclopedia of plant. physiology*) de W. RUHLAND, Springer, Berlin.

SEYBOLD, A., 1925. Ueber die Drehung bei der Entfaltungsbewegung der Blätter. *Botanische Abh. herausgegesben von* K. GOEBEL, **6**, 80 p.

SHINKE, N., 1930. On the spiral structure of chomosomes in some higher plants. *Memoirs coll. Kyoto. imp. Univ.* sér. B., **5** (2), 239-245 et pl. 17.

SIERP, H., 1915. Die Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **55**, 343-408.

SMIRNOV, L.A., 1950 (Disposition des feuilles en spirale et problème de la dissymétrie), *Bot. Zh.* **35** (4), 394-398 (en russe; analyse dans *Bull. anal. C.N.R.S.*, **12**, 118875).

STARR, M.P. and R.C. WILLIAMS, 1952. Helical fine structure of flagella of motile diphtheroid. *J. Bact.*, **63**, 701-706.

STEINBRINCK, C., 1890. Zur Theorie der hygroskopischen Flächenquellung und -schrumpfung vegetabilischer Membranen insbesondere der durch sie hervorgerufenen Windungs- und Torsionsbewegungen. *Verh. naturh. Ver. Bonn*, **47**, 103-230.

— 1899. Ueber den hygroskopischen Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaare, pp. 165-183 et pl. 7 de : *Botanische Untersuchungen S. Schwendener zum* 10 *Februar* 1899 *dargebracht*, Borntraeger, Berlin, 470 p. et 14 pl.

STOPP, K., 1950. Karpologische Studien. IV. Ueber die Dorsiventralität im Fruchtbereich. *Ak. d. Wiss. u. d. Lit.*, (Mainz), *Abh. d. math. -naturw. Kl.*, Jg. **1950** (17), 502-542.

STAUB, J., 1938. Neuere karyologische Probleme und Ergebnisse. Sammelreferat. IV. Die Spiralstruktur der Chromosomen. *Z. f. Bot.*, **33**, 65-126.

STRUGGER, S., 1957. Schraubig gewundene Fäden als sublichtmikroskopische Strukturelemente des Cytoplasmas. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **70**, 91-108 et pl. 3.

THAXTER, R., 1897. New or peculiar Zygomycetes. II. *Syncephalastrum* and *Syncephalis*. *Bot. Gaz* **24**, 1-15.

TRÉCUL, A., 1882. De l'existence de grandes cellules spiralées répandues dans le parenchyme des feuilles de certains *Crinum*. *Ann. Sc. nat.*, sér. 6, *Bot.*, **13**, 200-207.

TROLL, W., 1922. Ueber Staubblatt- und Griffelbewegungen. und ihre teleologische Deutung. *Flora*, **115**, 191-250 et pl. IV-VI.

— 1949. Ueber Leitbündelisolierung in achsenartigen Organen. *Planta*. **36**, 402-410.

VAN BEVERWIJK, A.L., 1952. Helicosporous Hyphomycetes. *Trans. br. myc. Soc.*, **36**, 111-124.

VAN ITERSON, G., 1931. Links en rechts in de levende Natur. *Handelingen van het 23. Nederlandsch Natuur- en Geneeskundig Congres, gehouden op* 7-8 *en* 9 *april* 1931, *Delft*, pp. 4-37.

— 1943. Modellen en theorieën ter toelichting van het mechanisme van den spiraalvormigen groei. *Ned. Ak. Wet., Verslag van de gewone vergaderingen der afdeeling natuurkunde van* 30 *januari* 1943 *tot en met* 18 *december* 1943, Deel **52** (2) 58-68.

— 1955. Some examples of unusual orientation of vascular strands in dorsiventral leaves. *Acta bot. neerl.*, **4** (3), 389-397.

VAZART, J., 1956. Etude cytologique de la reproduction sexuée chez quelques Ptéridophytes. *Rev. Cytol. Biol. vég.*, **17** (3-4), 263-403 et 28 pl.

VIVIAN-MOREL, V., 1876. (Nouvel exemple de fasciation tordue). *Ann. Soc. bot. Lyon*, 3e année, 1874-1875, n° 2, p. 110.

VRIES, H. DE, 1889. Ueber die Erblichkeit der Zwangsdrehung. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **7**, 191-298, et pl. XI.

— 1891. Monographie der Zwangsdrehungen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **23**, 13-206 et pl. II-XI.

— 1894. Eine Methode Zwangsdrehungen aufzusuchen. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, **12**, 25-39 et pl. 2.

WARDROP, A.B., 1951. Cell wall organization and the properties of the xylem. I. Cell wall organization and the variation of breaking load in tension of the wylem in Conifer stems. *Austr. J. scient. Res. B, Biol.*, **4** (4), 391-414, pl. 1-3.

— and H.E. DADSWELL, 1950. The nature of reaction wood. II. The cell wall organization of compression wood tracheids. *Ibid.*, **3** (1), 1-13, pl. 1-2.

WEATHERWAX, P., 1948. Right-handed and left-handed corn embryos. *Ann. Missouri bot. Gard*, **35** (4), 317-321 et pl. 34-35.

WEIBULL, C., 1950 a. Investigations on bacterial flagella. *Acta chem. scand.*, **4**, 268-276.

— 1950 b. Ordered aggregation of salted out and dried bacterial flagella. *Ark. Kemi.*, **1** (65), 573-575 et pl. 1-6.

WICHURA, M., Ueber das Winden der Blätter. *Flora*, **35**, vol. 1, 33-48, 49-64, 65-80, 81-96, 97-108 et pl. II.

— 1853. On the winding of leaves. *Scientific Memoirs selected from the Trans. of foreign Ac. of Sc. and fr. for. J., nat. Hist.* (Taylor, London), **1**, (article 9), 262-311 et pl. IX.

Wydler, B.H., 1843. Morphologische Mitteilungen. *Bot. Zig.*, **1**, col. 212-215 et 225-232.
Yuasa, A., 1941. Studies in the Cytology of Pteridophyta. XXI. On the spermatozoid and spermatoteleosis of *Isoetes asiatica*. Bot. Mag. (Tokyo), **55** (651), 112-119.
— 1952. *Id.* XXXII. The behaviour of the blepharoplast and plastid during the process of spermatoteleosis and fertilization in *Chara* sp., compared Hepaticae. *Scient. Pap. Coll. gen. Educ. Univ. Tokyo*, **2** (2), 151-156.
— 1954 a. *Id.* XXXIII. Cytomorphological study on the plant-spermatozoid with special reference to its phylogenic meaning, *Bot. Mag.* (Tokyo), **67** (787-788), 6-14.
— 1954 b. *Id.* XXXIV. How the plastid behaves during the conjugation and fertilization-process in Plants? *Scient. Pap. Coll. gen. Educ. Univ. Tokyo*, **4** (2), 119-126.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 5

PREMIERE PARTIE

CARACTERES DES PLANTES GRIMPANTES

CHAPITRE I. — *Les plantes grimpantes dans le monde végétal.*

I. Introduction 9
II. Les modes de fixation des plantes grimpantes 9
III. Les plantes grimpantes dans la classification systématique des plantes vasculaires et dans la phylogénie 12
IV. Répartition des plantes grimpantes dans le temps 12
V. Répartition géographique des plantes grimpantes 14
VI. Les types biologiques des plantes grimpantes 16
VII. Les plantes grimpantes et la vie en commun des végétaux 17
A) Avantages du port grimpant 17
B) Nocivité des plantes grimpantes 17
C) Complexité de la vie sociale des plantes grimpantes 19
D) Les plantes grimpantes et les modes de relations sociales des végétaux 20
VIII. Conclusion 21

CHAPITRE II. — *Morphologie et anatomie des tiges volubiles.*

I. Généralités et historique 22
A) Anatomie systématique 22
B) Anatomie physiologique et écologique des tiges 22
C) Sens de l'enroulement et torsion 24
D) Caractères inframicroscopiques des plantes grimpantes 25
E) Anatomie physiologique des organes sensibles au contact 25
F) Organes accrochants 25
G) Région mobile des tiges volubiles 26
H) Morphologie expérimentale 27
II. Observations sur quelques espèces volubiles 27
A) Description du *Convolvulus sepium* 28
B) Description succincte du *Bowiea volubilis* 30
C) Tiges volubiles des Dioscorées 30
D) *Humulus lupulus* 31
E) *Aristolochia sipho* 32
F) *Polygonum baldschuanicum* 32
G) *Akebia quinata* 32
H) *Menispermum canadense* 33
I) *Wistaria chinensis* 34
J) *Rhynchosia phaseoloides* 34
K) *Periploca graeca* 34
L) *Convolvulus arvensis* 34
M) Confrontation et discussion de nos observations 34
III. Conclusion 36

DEUXIEME PARTIE

LES MOUVEMENTS REVOLUTIFS
HISTORIQUE ET METHODES D'INVESTIGATION
OBSERVATIONS ET EXPERIENCES

CHAPITRE III. — *Idées directrices des principaux travaux sur les mouvements des plantes grimpantes. — Méthodes d'Observation.*

I. Introduction 37
II. Historique 38
A) La découverte du thigmotropisme et de la nutation révolutive 38
B) Ch. DARWIN : La généralité de la circumnutation 39
C) Recherches diverses, en particulier sur le thigmotropisme 40
D) Circumnutation et influence du milieu : géotropisme latéral 40
E) Les progrès dans la connaissance des rythmes endogènes 41
F) La théorie de l'hypercourbure 42
G) Nouvelles études de la morphologie des mouvements révolutifs 42
H) Conclusion : la circumnutation et les progrès de la physiologie de la croissance 45
III. Essai de classification des mouvements des plantes grimpantes parmi les divers types de mouvements des végétaux 46
IV. Méthodes d'observations du mouvement des tiges volubiles 48
A) L'emploi de la vitre par DARWIN 48
B) La méthode des projections orthogonales de WIESNER 48
C) La méthode des projections sur le plan inférieur 48
D) Méthode des projections orthogonales de GRADMANN 49
E) Méthode des projections orthogonales de A. TRONCHET 49
F) Méthode des deux chambres claires de A. TRONCHET 51
G) Méthode photographique de DEWEVRE et BORDAGE 51
H) Méthode cinématographique 52
I) Appareils divers — Conclusion 52
V. Conclusions générales 52

CHAPITRE IV. — *Observations de quelques mouvements révolutifs*

I. Introduction 53
II. Etude de quelques cas particuliers 53
Lygodium japonicum 53
Bowiea volubilis 54
Eustrephus latifolius 55
Dioscorea batatas 57
D. sativa 61
Tamus communis (tige volubile fasciée) 62
Humulus lupulus 62
Phaseolus multiflorus 62
Nissolia fruticosa 65
Ipomaea hederacea 66
I. hederifolia 66
I. quamoclit 68
Cuscuta odorata 70
Passiflora coerulea (tige non volubile) 70
Cyclanthera explodens (vrilles bifurquées) 71
Lagenaria vulgaris (id.) 75
III. Conclusion 77

CHAPITRE V. — *Les mouvements révolutifs et la température.*

I. La notion de coefficent thermique 78
II. Température et circumnutation 80
Les causes d'erreur dans la détermination du Q_{10} des périodes 82

Etude particulière de la Cuscute 83
III. Interprétation des résultats 85
IV. Conclusion 88

CHATITRE VI. — *La volubilité, la lumière et la pesanteur.*
I. Introduction 89
II. La volubilité et la lumière 89
A) Historique 89
B) Observations personnelles 91
1) Orientation du mouvement révolutif 91
2) Relations avec les rythmes endogènes diurnes 91
III. Les mouvements révolutifs des tiges volubiles et la pesanteur 92
A) Introduction 92
B) L'orientation du mouvement 93
C) Le mouvement de circumnutation des tiges volubiles couchées 93
1) Observations 93
2) Discussion 95
D) Le mouvement révolutif des tiges volubiles renversées 95
1) Position du problème 95
2) Observations 95
3) Dicussion 96
E) Tiges volubiles sectionnées et fixées au milieu de leur région mobile 96
1) Méthode et but de l'expérience 96
2) Résultat de l'expérience 97
3) Discussion et conclusion 98
F) Variations de la vitesse angulaire selon la hauteur de l'apex 98
1) Les faits 98
2) Confrontation des résultats 99
3) Essai d'interprétation 99
G) Comportement des tiges volubiles sur le clinostat 103
1) Clinostat à axe horizontal : historique 103
2) Clinostat à axe oblique 104
H) La forme de la tige en mouvement 107
IV. Conclusions générales 108

CHAPITRE VII. — *Action des secousses sur les mouvements des tiges volubiles.*
I. Introduction 110
II. Particularités du début des observations 110
A) Remarques générales 110
B) Tiges volubiles 111
C) Vrilles 111
III. Action des secousses sur la circumnutation 113
A) Données générales 113
B) Observations sur les tiges volubiles 114
IV. Conclusion 118

CHAPITRE VIII. — *Effets de la submersion, de la privation d'eau et de l'anesthésie sur le mouvement révolutif.*
I. Introduction 120
II. Comportement de tiges volubiles artificiellement submergées 120
III. Effets de la privation d'eau sur le mouvement révolutif 121
IV. Anesthésie des tiges volubiles par l'éther 123
V. Conclusions 124

CHAPITRE IX. — *Effets des incisions et de la décapitation sur les tiges volubiles.*
I. Introduction 125
II. Remarques sur la tension des tissus dans certaines tiges volubiles 125
III. Effet de la décapitation sur le mouvement révolutif 127
IV. Influence de diverses incisions superficielles sur le mouvement révolutif 128

V. Conclusions 128

CHAPITRE X. — *La circumnutation, les auxines, les auxines-oxydases et les inhibiteurs d'enzymes.*
I. Introduction 130
II. La teneur en auxines des plantes circumnutantes : historique 131
III. L'activité des auxines-oxydases 132
A) Technique de dosage 132
B) Résultats 134
IV. Action de l'acide iodo-acétique 136
A) But de l'investigation 136
B) Méthode 137
C) Résultats 137
D) Discussion 139
V. Action du 2, 4-dinitrophenate de sodium 140
VI. Conclusions 141

TROISIEME PARTIE

LES RAPPORTS ENTRE LA VOLUBILITE LES POLARITES LATERALES ET LES RYTHMES ENDOGENES

CHAPITRE XI. — *Les tendances latérales chez les végétaux et les mouvements révolutifs.*
I. Introduction 145
II. Définition du sens 146
III. Répartition des sens + et — 147
A) Vrilles 147
B) Tiges non grimpantes et organes non volubiles 147
C) Tiges grimpantes et tiges volubiles 148
IV. Mécanisme des polarités latérales - conclusions 157
A) Généralités 157
B) Les vrilles 157
C) Circumnutation de tiges ne présentant pas de sens privilégié 158
D) Les tiges volubiles 158

CHAPITRE XII. — *Les mouvements de circumnutation comme manifestation de rythmes endogènes.*
I. Position du problème 161
A) Définition des rythmes endogènes : leurs manifestations 161
B) Mécanisme des rythmes endogènes 162
C) Période du mouvement de circumnutation 163
II. Remarques sur le rythme de l'allongement d'une génératrice 168
A) Introduction 168
B) Elaboration d'un schéma théorique 168
C) Discussion des considérations théoriques précédentes 171
D) Schémas d'interprétations 173
III. Remarques complémentaires 176
A) Le rythme des variations de la vitesse angulaire 176
B) Les variations de la croissance totale d'une tige volubile 177
C) Le rythme endogène des variations de la période 177

CHAPITRE XIII. — *Récapitulation des résultats et conclusions.*
I. Généralités 179
II. Les idées directrices du travail 179
A) Le siège histologique du mécanisme qui régit le mouvement révolutif 179
B) La circumnutation et le vieillissement des tissus (gradients longitudinaux) 180
C) Rythme et polarité latérale (gradients circulaires) 181
D) Les corrélations longitudinales dans le mouvement lui-même 182
E) Orientation du mouvement révolutif par rapport aux facteurs externes. Circumnutation et tropismes 183

F) La volubilité et l'adaptation au milieu 183
III. Récapitulation des résultats 184
IV. Dernières remarques 188

Bibliographie 189

Appendice 215

Chapitre XIV. — *Quelques exemples de polarités morphologiques latérales.*
I. Introduction 215
II. La cellule et ses constituants 215
III. Torsion et enroulement des cellules 217
IV. Cloisonnement cellulaire en ordre spiralé 218
V. Torsion d'organes à cellules asymétriques 218
VI. Torsion des organes par inégalités de croissance des cellules 219
VII. Spiralisation des tiges 220
VIII. Phyllotaxie et torsion des appendices 220
IX. Conclusion 223

Bibliographie de l'Appendice 224

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

La reproduction chez les Ascomcyètes

VU ET ACCEPTÉ

Les membres du jury

P. CHOUARD
A. TRONCHET
A. JULLIEN
M. DREYFUSS
A. QUANTIN

VU ET APPROUVÉ

Besançon, le 14 octobre 1957

Le doyen :

F. CHATELET

VU ET PERMIS D'IMPRIMER

Besançon, le 15 octobre 1957

Le Recteur, Président du Conseil de l'Université

G. RICHARD

IMPRIMERIE
P. CARRERE
— RODEZ —